

EL REINO VEGETAL

Los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas

R. F. Scagel • R. J. Bandoni • G. E. Rouse
W. B. Schofield • J. R. Stein • T. M. C. Taylor



omega

EL REINO VEGETAL

Fruto del trabajo de varios años, este libro estudia el reino vegetal con un enfoque basado en la morfología comparada y en la evolución. El equipo que desarrolla esta enseñanza está integrado por un micólogo, un ficólogo, un briólogo, un paleobotánico y un taxónomo especialista en plantas superiores.

Las experiencias de los autores de este libro les han llevado a considerar que el estudiante de botánica obtiene grandes ventajas con el contacto con varios profesores entrenados y experimentados en los diversos y altamente especializados campos de la botánica. Asimismo, creemos que una colaboración entre especialistas para elaborar un solo texto puede constituir una contribución singular de cara a los estudiantes del reino vegetal al nivel avanzado de un segundo año de Universidad.

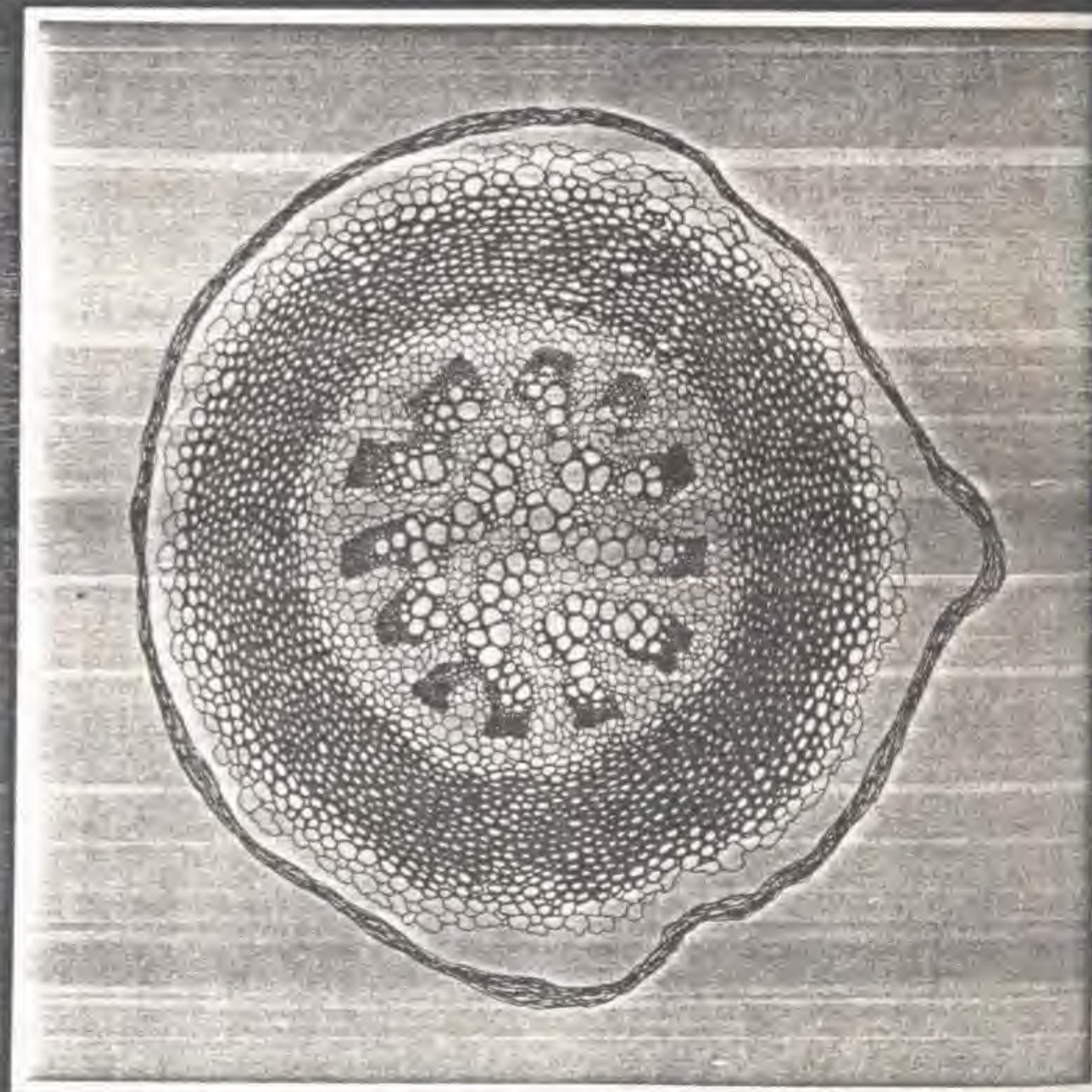
Este texto intenta conducir al estudiante medio un poco más allá de lo que se espera de él en el segundo año de estudios partiendo de la base de que ya ha realizado un curso de botánica de primer año universitario y que ha adquirido suficiente información sobre los procesos biológicos fundamentales.



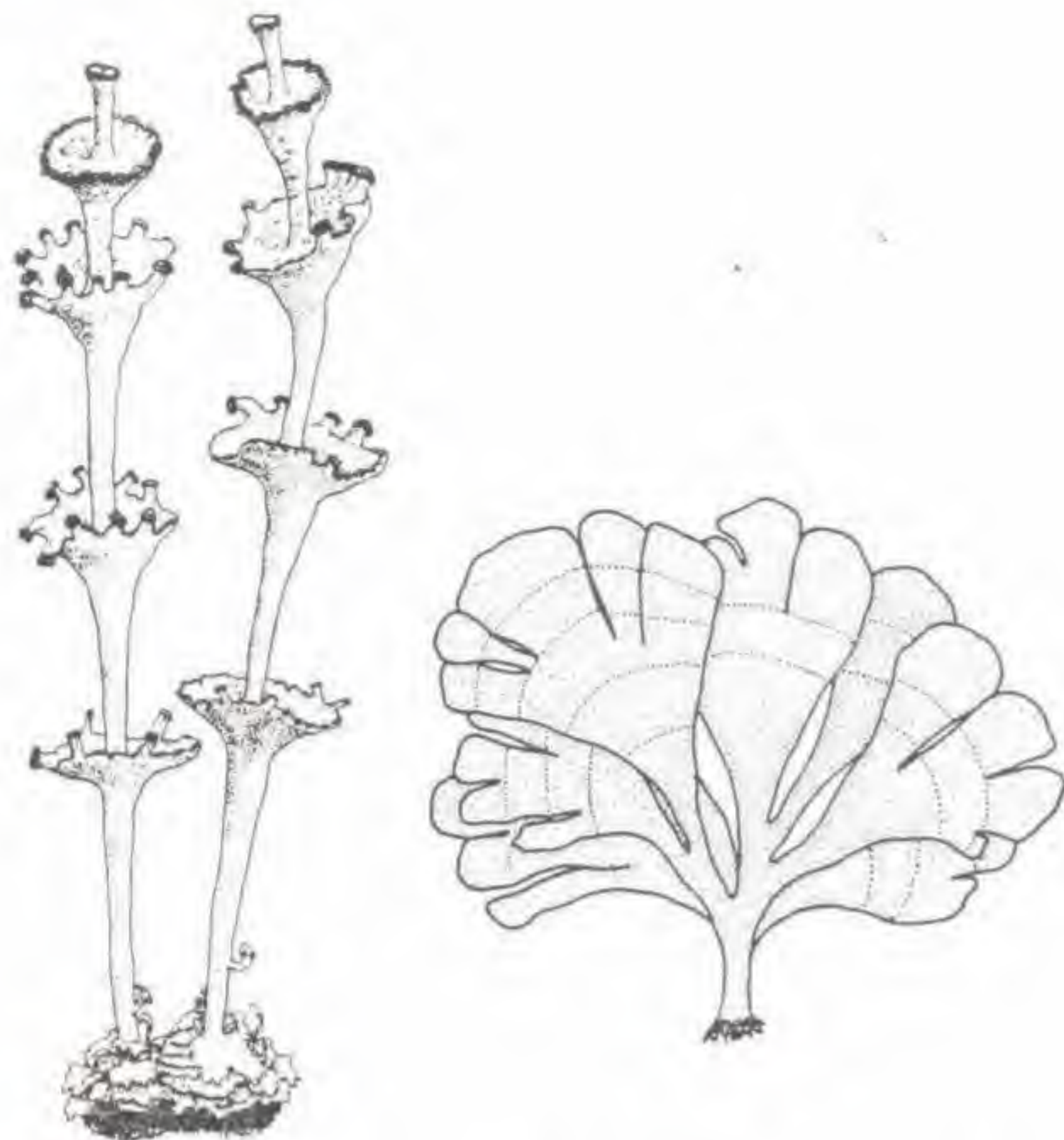
EL
REINO
VEGETAL

EL REINO VEGETAL

Los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas

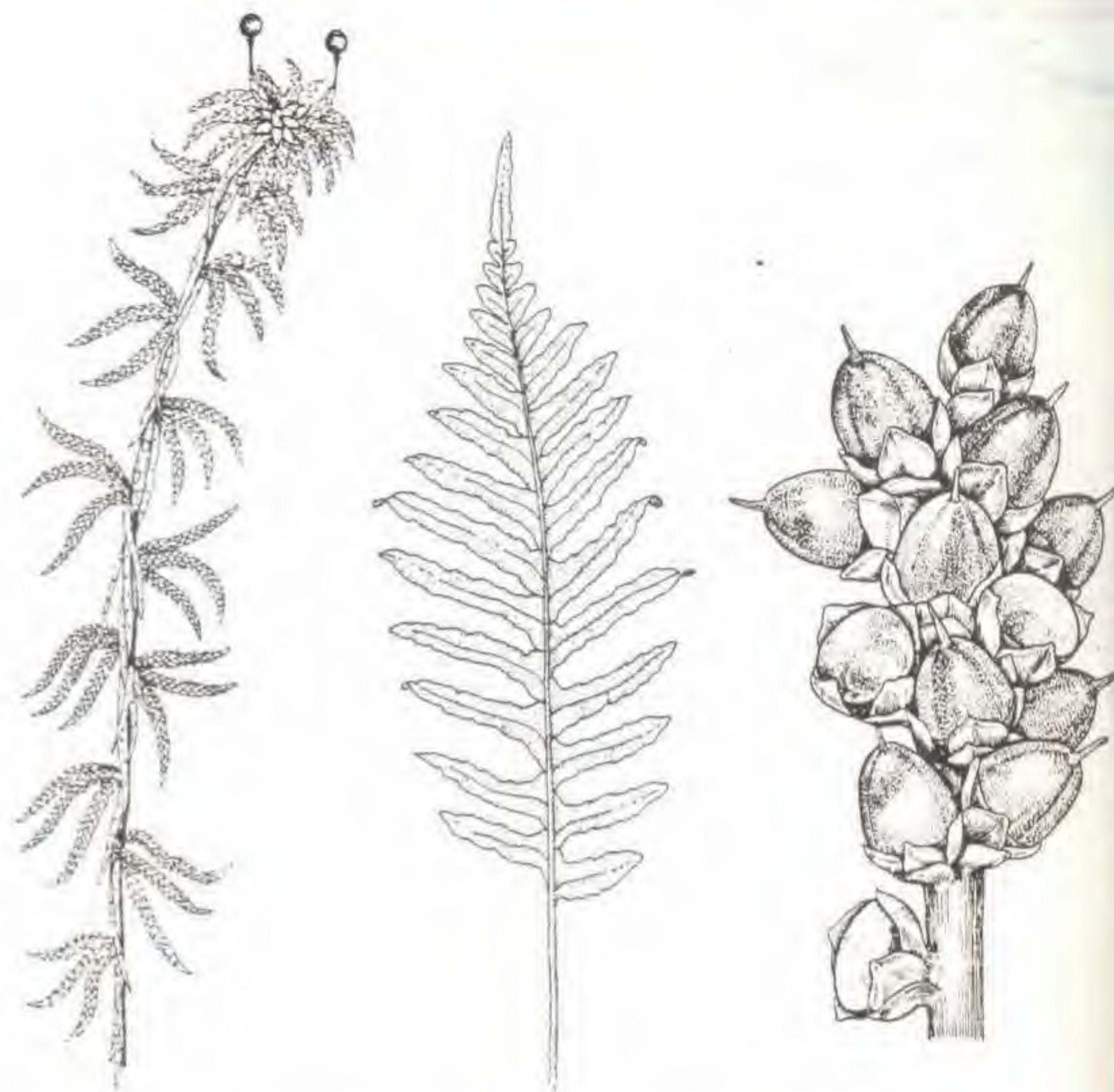
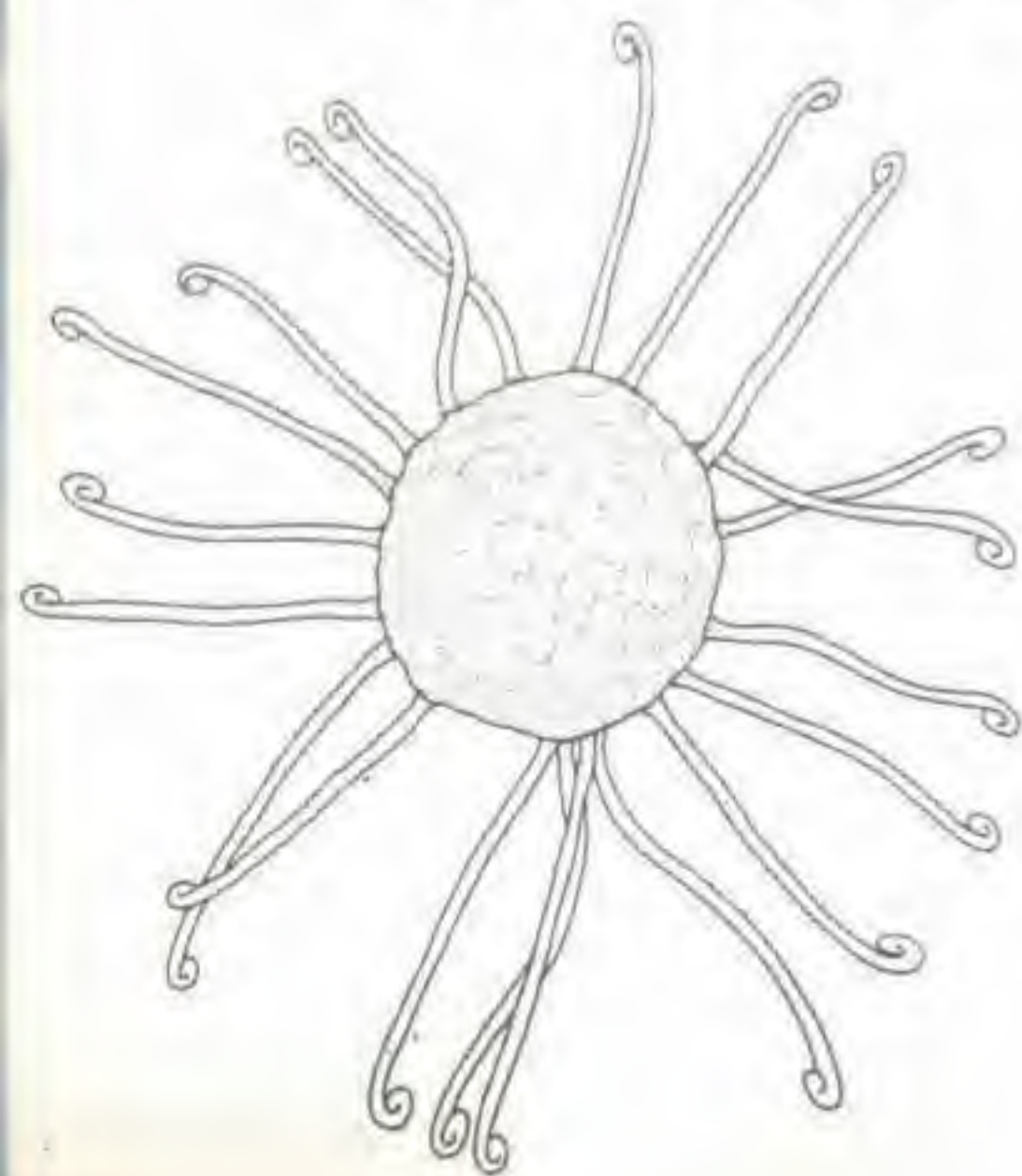


omega



EL REINO VEGETAL

LOS GRUPOS DE PLANTAS Y



SUS RELACIONES EVOLUTIVAS

ROBERT F. SCAGEL ROBERT J. BANDONI

GLENN E. ROUSE W. B. SCHOFIELD

JANET R. STEIN T. M. C. TAYLOR

The University of British Columbia, Canadá



EDICIONES OMEGA, S. A. - Platón, 26 - BARCELONA

La edición original de esta obra
ha sido publicada en inglés americano por la editorial
Wadsworth Publishing Company, Inc., de Belmont, con el título

AN EVOLUTIONARY SURVEY OF THE PLANT KINGDOM

Traducido del inglés por

Xavier Llimona Pagés
*Catedrático de Botánica de la
Universidad de Barcelona*



Reservados todos los derechos.
Ninguna parte de este libro puede ser reproducida,
almacenada en un sistema de informática o transmitida
de cualquier forma o por cualquier medio electrónico,
mecánico, fotocopia, grabación u otros métodos
sin previo y expreso permiso del propietario del copyright.

© Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 1983

Depósito legal: B. 27987 - 1983

ISBN: 84-282-0332-6

Printed in Spain

Imprenta Juvenil, S. A. - Maracaibo, 11 - Barcelona-30

PREFACIO

Por espacio de varios años hemos colaborado en la presentación de un curso de un año (dos semestres) de duración a nivel de segundo año de Universidad, en el cual estudiamos el reino vegetal con un enfoque basado en la morfología comparada y en la evolución. Los especialistas del equipo que desarrolla esta enseñanza han integrado a un micólogo, un ficólogo, un briólogo, un paleobotánico y un taxónomo especialista en plantas superiores.

El estímulo para escribir este texto se ha originado directamente en nuestros experimentos en el campo de la enseñanza. Creemos que el estudiante de botánica obtiene una gran ventaja con el contacto con un cierto número de profesores entrenados y experimentados en los diversos y altamente especializados campos de la botánica. Asimismo, creemos que una colaboración entre especialistas en la elaboración de un solo texto puede constituir una contribución singular de cara a los estudiantes del reino vegetal al nivel avanzado de un segundo año de Universidad. No nos ha sido posible encontrar un texto equilibrado y moderno que cubra todos los campos de nuestro curso al nivel deseado. Por ejemplo, un texto aceptable en cuanto a la parte ficológica puede ser inadecuado debido a las partes dedicadas a los hongos, a los briófitos o a cualquier otro grupo vegetal. Esta obra intenta resolver este problema.

Este texto intenta conducir al estudiante medio un poco más allá de lo que se espera de él al nivel de segundo año y, al mismo tiempo, dotarle de material bibliográfico suplementario con objeto de continuar estimulando su interés y su curiosidad. Este texto parte de la base de que el estudiante ya ha realizado un curso de botánica de primer año universitario, u otro equivalente, y que ha adquirido suficiente información sobre los procesos biológicos fundamentales, tales

como la mitosis y la meiosis. Hemos unificado nuestra terminología a lo largo de todo el libro mientras ello ha sido posible. Hemos intentado también una continuidad en el tratamiento de los diversos temas, de modo que las tendencias generales de la filogenia y de la evolución no se perdieran ni quedaran interrumpidas. Hemos intentado también, a lo largo de esta obra, aplicar los hallazgos de la paleobotánica — particularmente a los representantes actuales de los diversos grupos de plantas, con objeto de ganar perspectiva gracias a estos dos aspectos complementarios de la ciencia botánica.

Las contribuciones de cada uno de nosotros, siempre alrededor de nuestros respectivos campos de especialización, son las siguientes: bacterios, mixomicetes y hongos (Robert J. Bandoni); líquenes y briófitos (W. B. Schofield); algas (Robert F. Scagel y Janet R. Stein); plantas vasculares inferiores y paleobotánica (Glenn E. Rouse); y plantas con flores (T. M. C. Taylor). Sin embargo, si tenemos en cuenta que hemos reunido nuestros esfuerzos y consultado ampliamente entre nosotros con objeto de lograr la máxima uniformidad y continuidad, no es posible definir completamente los límites de la contribución de cada cual. En el transcurso de los trabajos de redacción y de edición de esta obra, nos hemos ido conociendo mejor entre nosotros y hemos ido aprendiendo a entender y a apreciar mucho mejor las disciplinas y los puntos de vista propios de cada uno de nosotros.

Los dibujos originales fueron elaborados por P. Drukker Brammall, Frank A. Lang, Ernani G. Meñez y Margaret (Dean) Jensen; reconocemos profundamente la importancia de su contribución a este texto. Las figuras siguientes son debidas a P. Drukker Brammall: 1-1; 3-6 D, 3-8 A; 4-34 A, E, 4-35 B, C, 4-36, 4-40 A, D, 4-41 A, 4-42 A-C, 4-43 A, 4-44, 4-46 A, 4-68, 4-70 A, B, D, 4-72,

4-75, 4-79 A, C, 4-82 A, 4-84, 4-85 A; 5-2, 5-3, 5-8 B, 5-7 A, 5-11; 11-18; 16-4, 16-5, 16-7, 16-10, 16-11 A, D, F, G, 16-12 C, E, 16-13 A, B, D, 16-14 A-G, 16-17 A; K, J, 16-18 A-D, 16-19 A, 16-20 A-C, E, F, H, I, 16-22 A-E, G, H, 16-23, 16-25, 16-27, 16-28, 16-29 A, C, F-H; 27-1 al 27-11, 27-13, 27-15 al 27-36, 27-38. La Srta. Jensen preparó las siguientes: 5-1 A, C, 5-4 B, D, 5-9 A; 16-6, 16-11 E, 16-12 A, B, 16-13 C, E, 16-14 H, 16-15 B, 16-16 A, D, E, 16-19 B, E, 16-21 B, E, F, 16-22 F. Todos los dibujos de los capítulos 18 a 26 fueron ejecutados por Frank A. Lang. El resto de los dibujos son debidos a Ernani G. Meñez.

Debemos dar también las gracias a las críticas constructivas procedentes de un cierto número de personas que leyeron diversas partes del manuscrito. En especial, estamos en deuda con los profesores Paul D. Voth, de la Universidad de Chicago, Warren H. Wagner, Jr., de la Universidad de Michigan, Dominick J. Paolillo, Jr., de la Universidad de Illinois, Shirley Sparling, del California State Polytechnic College, C. J. Anastasiou, J. J. Stock y Gilbert C. Hughes, de la Universidad de la Columbia Británica, William A. Jensen, de la Universidad de California y Leroy G. Kavaljian, del Sacramento State College. Aunque sus comentarios y sus críticas hayan influido sobre la presentación de esta obra, los autores toman para sí la totalidad de la responsabilidad de su contenido.

Estamos en deuda con las personas y las editoriales que nos prestaron ilustraciones originales y nos dieron el permiso para copiar o volver a dibujar diversas figuras. Su origen consta en los correspondientes pies de ilustración.

Finalmente, queremos agradecer la ayuda prestada por el Departamento de Biología de la Universidad de la Columbia Británica.

ÍNDICE DE MATERIAS

PREFACIO	V	2. CLASIFICACIÓN	
1. INTRODUCCIÓN	I	Sistemas fenéticos y sistemas filogenéticos, 11	
Alternancia de generaciones, 2		La necesidad de la identificación de las plantas, 12	
Importancia biológica de la singamia y de la meiosis, 3		Niveles de clasificación, 12	
Las mutaciones, 4		Nomenclatura, 13	
La escala del tiempo, 6		Relaciones entre las plantas inferiores y los animales, 13	
Efectos del medio ambiente, 6		Orden de estudio de las divisiones de las plantas, 14	
El criterio evolutivo, 9			
		PLANTAS NO VASCULARES	
3. DIVISIÓN MIXOMICETES	16	Clase basidiomicetes, 68	
Clase mixomicetes, 17		Subclase heterobasidiomicétidas, 70	
Clase acrasiomycetes, 23		Subclase homobasidiomicétidas, 80	
Clase labirintulomicetes, 26		Relaciones entre los basidiomicetes, 93	
Relaciones entre los mixomicetes, 28		Clase morfológica de los hongos imperfectos (Deuteromicetes), 97	
4. DIVISIÓN EUMICETES	31	5. LÍQUENES	
Clase ficomicetes, 32		Morfología general, 105	
Subclase quitridiomycétidas, 34		Estructura del talo, 110	
Subclase hifomitridiomycétidas, 38		Estructuras reproductoras y reproducción, 110	
Subclase oomicétidas, 38		Crecimiento, 114	
Subclase zigomicétidas, 41		Fisiología, 114	
Relaciones entre los ficomicetes, 46		Síntesis, 116	
Clase ascomycetes, 46		Usos, 116	
Subclase hemiascomycétidas, 47		Efectos perjudiciales de los líquenes, 117	
Subclase euascomycétidas, 49		Los líquenes y la sucesión vegetal, 117	
Relaciones entre los ascomycetes, 66		Distribución, 117	
		Líquenes fósiles, 118	

Distribución, 120
Estructura, 120
El protoplasto, 123
Los flagelos, 125
Colonias, 126
Endósporas y quistes, 126
Reproducción asexual, 127
Reproducción sexual, 129
Clasificación e identificación, 130
Relaciones, 143

7. GRUPOS DE ALGAS 145

Caracteres distintivos de las algas, 145
Caracteres distintivos de las divisiones de las algas, 146
Filogenia de las algas, 147

8. DIVISIÓN CIANÓFITOS 155

Estructura celular, 155
Movimiento, 157
Clasificación y diversidad morfológica, 157
Reproducción, 163
Distribución y ecología, 165
Importancia y usos, 167
Filogenia, 167

DIVISIÓN PIRRÓFITOS 169

Clase dinofíceas (Dinoflagelados), 170
Clase criptofíceas (Criptomonadales), 174

DIVISIÓN CRISÓFITOS 177

Clase crisofíceas (Algas doradas), 178
Clase bacilariofíceas (Diatomeas), 183

DIVISIÓN FEÓFITOS 194

Estructura celular, 194
Movimiento, 195
Clasificación y diversidad morfológica, 196
Reproducción y ciclos vitales, 209
Líneas de evolución, 213
Distribución y ecología, 218
Importancia y usos, 225
Filogenia, 228

Estructura celular, 231
Subclase bangiofíceas, 232
Subclase floridofíceas, 239
Distribución y ecología de los rodófitos, 255
Importancia y usos, 256
Filogenia, 257

13. DIVISIÓN XANTÓFITOS 259

Clase xantofíceas (Algas verdeamarillentas), 259
Clase cloromonadofíceas (Cloromonadinos), 262

14. DIVISIÓN EUGLENÓFITOS 266

Estructura celular, 266
Movimiento, 268
Clasificación y diversidad morfológica, 268
Reproducción, 268
Distribución y ecología, 270
Importancia y usos, 270
Filogenia, 271

15. DIVISIÓN CLORÓFITOS 272

Estructura celular, 273
Movimiento, 275
Clase clorofíceas, 275
Clase carofíceas, 291
Distribución y ecología de los clorófitos, 297
Importancia y usos, 298
Filogenia, 298

16. DIVISIÓN BRIÓFITOS 302

Gametófito, 303
El esporófito, 304
Ciclo vital, 304
Nutrición y distribución, 307
Ecología, 308
Clase hepáticas, 308
Clase antocerotópsidas, 323
Clase musgos, 325
Subclases de musgos, 328
Briófitos fósiles, 347

17. PLANTAS VASCULARES 354

Origen y extensión en el tiempo, 354
Características peculiares de las plantas vasculares, 355
Variación de la morfología y distribución, 356
Importancia económica, 356

18. DIVISIÓN PSILOFÍTOS 358

Orden psilofitales, 358
Orden psilotales, 360
Interrelaciones, 365

19. DIVISIÓN LICOPODÓFITOS 367

Morfología general, 367
Los primeros licopodófitos, 368
Orden lepidodendrales, 368
Orden pleuromeiales, 373
Orden isoetales, 374
Orden selaginetales, 378
Orden licopodiales, 384
Filogenia de los licopodófitos, 391

20. DIVISIÓN ARTRÓFITOS 394

Morfología general, 394
Orden hieniales, 395
Orden pseudoborniales, 396
Orden esfenofilales, 396
Orden calamitales, 399
Orden equisetales, 401
Filogenia de los artrófitos, 408

21. DIVISIÓN PTERÓFITOS 409

Morfología general y anatomía, 409
Reproducción, 412
Prehelechos, 415
Los helechos verdaderos, 419
Orden marattiales, 419
Orden ofioglosales, 425
Orden filicales, 428
Orden marsileaes, 453
Orden salviniales, 456

22. DIVISIÓN PTERIDOSPERMITOS 458

Pteridospermas del Paleozoico, 459
Evolución de las pteridospermas, 462
La organización espermatofítica, 464
Las pteridospermas del Mesozoico, 465

23. DIVISIÓN CICADÓFITOS 467

Orden bennettitales, 467
Orden cicadales, 471

24. DIVISIÓN GINKGÓFITOS 483

Filogenia de los ginkgófitos, 489

25. DIVISIÓN CONIFERÓFITOS 491

Progimnospermas, 492
Orden cordaitales, 492
Orden coniferales, 494
Breve descripción de las familias de las coniferales, 513
Filogenia de las coniferales, 521

26. DIVISIÓN GNETÓFITOS 525

Orden efedrales, 525
Orden welwitschiales, 527
Orden gnetales, 530
Filogenia de los gnetófitos, 531

27. DIVISIÓN ANTÓFITOS 536

Morfología floral, 538
Semillas y frutos, 556
Polinización, 570
Taxonomía, 584
Clase dicotiledóneas, 586
Clase monocotiledóneas, 592

28. FILOGENIA 596

Relaciones evolutivas, 597
La escala geológica y la evolución de las divisiones de las plantas, 599
Conceptos sobre la evolución, 601

GLOSARIO, 607

ÍNDICE ALFABÉTICO, 635

INTRODUCCIÓN

El reino vegetal es el aspecto más dominante y esencial del medio ambiente en el que se desenvuelve el hombre. Entre las plantas actuales se pueden distinguir más de un cuarto de millón de especies, y el registro fósil pone de manifiesto la existencia de muchas otras especies. Esta gran multiplicidad de plantas puede ser estudiada desde muchos puntos de vista, según el centro de interés propio de cada investigador. Los que se interesan básicamente en las relaciones entre las plantas y su medio ambiente otorgarán especial importancia al estudio ecológico; otros se centrarán sobre el estudio morfológico, anatómico, fisiológico o citológico, y es según estos distintos campos de interés especializado cómo se suele dividir el estudio de la botánica. En este libro, el concepto de *evolución orgánica* es el tema que establece el nexo de unión entre los representantes de los distintos taxones.

Empezaremos por las divisiones primitivas, cuyos miembros están probablemente más cerca de su morfología ancestral y continuaremos con las divisiones que presentan cambios evolucionarios progresivamente mayores. Cada división comprende miembros primitivos y miembros avanzados, y ciertas ramas evolutivas pueden conducir a un *callejón sin salida* evolutivo. Existen también grupos aislados cuyas afinidades con las plantas actuales y con los fósiles son aún oscuras. Es posible que algunos de estos grupos continúen siendo siempre un tema de especulación. Esta situación ha conducido al clásico, aunque actualmente pasado de moda, esquema de un árbol de la evolución con un tronco central —la línea principal del desarrollo evolutivo— con muchas ramas, grandes y pequeñas, implantadas en él. A la luz de los conocimientos actuales, muchos botánicos están de acuerdo en que

éste no es un modelo satisfactorio, puesto que no solamente es groseramente simplificado, sino que es inexacto. Nos parece que este "árbol genealógico" estaría en realidad mucho mejor representado mediante una red tridimensional de ramas y ramitas, un esquema realmente complicado. No es sorprendente que existan controversias entre los botánicos en lo que respecta a las relaciones entre la mayoría de los grupos.

En lo que los biólogos están de acuerdo, sin embargo, es en que la evolución se ha realizado y se realiza aún, tanto en las plantas como en los animales. Existe también un amplio acuerdo en lo que respecta a los mecanismos que intervienen en este fenómeno. Los biólogos reconocen que aunque los cambios heredados puedan ser originados de muchas maneras distintas, los métodos son, en lo esencial, variaciones sobre un número limitado de temas. Charles Darwin reconoció, hace más de un siglo, que la variabilidad es la base biológica de la evolución, pero no pudo explicar cómo dicha variabilidad aparece en una población, ni cómo se transmiten de generación en generación. Su teoría de la evolución no disponía de pruebas experimentales, pero era una conclusión basada sobre un gran número de sagaces observaciones realizadas en muchos puntos del mundo. La labor de numerosos investigadores, empezando por Gregorio Mendel, ha hecho posible que, al fin, comprendamos a grandes rasgos la mecánica de este proceso.

En el presente volumen, el espacio nos limita a ceñirnos a unas pocas consideraciones básicas sobre el proceso de la evolución orgánica. Para obtener más detalles y resúmenes es oportuno consultar los escritos de Stebbins, Dobzhansky, Huxley, Ross y otros. A lo largo de este capítulo nos ocuparemos de repasar los temas biológicos generales relacionados con el amplio problema de la evolución de las plantas.

ALTERNANCIA DE GENERACIONES

Existen pocas dudas acerca de que los mismos principios biológicos generales sean válidos tanto para la evolución de las algas como para la de las plantas con flores. Algunos fenómenos son comunes al ciclo vital de todos los organismos que se reproducen sexualmente: 1) la *singamia*, en la cual dos gametos fusionan para formar un cigoto, y 2) la *meiosis*, la forma especial de división nuclear en la cual se producen cuatro meiosporas haploides a partir de cada célula madre diploide. Por regla

general, la singamia y la meiosis son inseparables; si en un ciclo se da una de ellas, se da también la otra. Sin embargo, entre los helechos se conocen interesantes excepciones a esta regla general. Ciertos helechos se reproducen por apogamia, sin que por ello deje de producirse la meiosis. La dotación cromosómica resulta doblada, no como consecuencia de la singamia, sino a causa de no producirse la citoquinesis en la última división mitótica, antes de que se formen las células madres de las meiosporas. Por ello, dichas células madres tienen dos juegos de cromosomas, lo que les permite sufrir la meiosis.

En el reino vegetal, es conveniente distinguir entre las dos generaciones que se intercalan entre la singamia y la meiosis, una de ellas normalmente diploide y haploide la otra. Con frecuencia, la generación diploide se denomina *esporófito*, y *gametófito* la haploide. Esta sigue a la otra en el ciclo sexual, lo que constituye la *alternancia de generaciones*. Estas generaciones se definen como sigue: la generación esporofítica empieza con el cigoto, mientras que la meiospora es la primera célula del gametófito. La última célula, o la última fase ontogénica del esporófito, es la célula madre de la meiospora, y la fase terminal del gametófito correspondiente es el gameto. Los tamaños relativos y la naturaleza fotosintética del esporófito y del gametófito son detalles importantes para cada clase de organismo en particular. Sólo cuando se estudia un organismo *determinado* podemos decir si el gametófito es grande y el esporófito es pequeño, o si el gametófito es dependiente y el esporófito es independiente.

El próximo paso consiste en estudiar las implicaciones biológicas y la importancia del ciclo vital. Cuando un fenómeno está extendido, tanto entre el reino vegetal como en el animal, con toda probabilidad se trata de un fenómeno significativo; en caso contrario, no aparecería con tanta frecuencia en grupos de organismos tan poco relacionados. Por ello, debemos buscar el significado biológico de la reproducción sexual, puesto que se trata de una característica obvia del ciclo vital. La respuesta a ello se encuentra en la genética. Está aceptado de forma general que los cromosomas están dotados de individualidad, de modo que podemos referirnos al primer cromosoma, al segundo cromosoma, y así sucesivamente. Cada cromosoma está integrado por genes, cada uno de los cuales ocupa un *locus* definido. Tal como lo descubrió Mendel, ciertos genes son dominantes, mientras que otros son recesivos. Cuando se cruzan dos razas bien diferenciadas, una dominante y otra recesiva, da la sensación que en la F_1 uno de los genes desaparece;

se trata del recesivo. Aunque este gen no se manifieste, está todavía presente y, en ciertas circunstancias, *puede* manifestarse. Dichas circunstancias son que puede estar presente en forma duplicada (en forma homocigótica). Si ambos progenitores son homocigóticos —uno de ellos dominante y el otro con el correspondiente gen recesivo— la F_1 será heterocigótica. La homocigosis tiende a producir uniformidad. En teoría, una población completamente homocigótica que viva en un medio uniforme sería completamente uniforme en todos sus aspectos. Pero una población compuesta por heterocigotos será, en general, una población heterogénea y, por lo tanto, variable.

Al llegar a este punto deberíamos ocuparnos de la meiosis y de lo que ocurre durante la división meiótica. ¿Se trata simplemente de un mecanismo para reducir a la mitad el número de cromosomas o tiene un significado biológico más profundo? La división meiótica es la transición entre el esporófito y el gametófito y en su transcurso se realiza la división de un núcleo diploide. Sin embargo, en vez de considerar que el número de cromosomas del esporófito es de $2n$ en un sentido algebraico ordinario, debe considerarse que es de n pares, como así es en realidad. Cada uno de los progenitores ha aportado un juego de n cromosomas, de modo que se encuentran presentes dos juegos de cromosomas homólogos denominados *genomas*. Durante la primera anafase de la meiosis, los cromosomas que constituyen las parejas se separan y el conjunto de los cromosomas se desplaza hacia los polos durante la primera anafase. En el transcurso de la segunda metafase estos cromosomas se escinden longitudinalmente y las dos cromátidas que se encuentran en cada cromosoma se separan y emigran a los polos opuestos. Puesto que las paredes celulares normalmente no empiezan a formarse hasta el final de la segunda telofase, dentro de la pared de la célula madre se forma un conjunto de cuatro núcleos haploides, cada uno de ellos con un solo genoma. Podemos representar los dos pares de genes situados en dos cromosomas separados mediante letras, con A y B para los genes dominantes y a y b para los recesivos correspondientes. Durante la primera fase de la meiosis la dirección del desplazamiento de los cromosomas de cada par depende del azar. El cromosoma con A puede ir a parar junto al que lleva B , pero existe igual probabilidad de que termine con b . Este resultado es de la mayor importancia, puesto que constituye un mecanismo para la *segregación*, es decir, la disolución de las combinaciones de cromosomas y genes. Esta distribución al azar nos hace ver claramente que la

importancia biológica de la meiosis se debe a que constituye un mecanismo que permite realizar la segregación de los cromosomas y, con ellos, de los genes, de una forma al azar. En cambio, la importancia biológica de la singamia consiste en que constituye un mecanismo para la *reagrupación* de genes (la posibilidad de reunir genes formando combinaciones nuevas o diferentes).

La importancia de estas conclusiones puede ser ejemplificada con el caso del dondiego de noche (*Mirabilis*), en el cual el gen que regula el color de los pétalos produce color rojo cuando la planta es homocigótica para uno de los pares de genes y blanco cuando es homocigótico el otro par. La planta heterocigótica produce flores rosas. Cruzando entre sí los heterocigotos se obtienen, en la generación siguiente, unas plantas con flores rojas, otras con flores rosas y otras con flores blancas. Naturalmente, si en el ciclo vital de este organismo no se produjera reproducción sexual alguna, nunca aparecerían flores rosas. Las flores rosas no tienen, para lo que nos ocupa, otro significado que ejemplificar lo que puede suceder exclusivamente como consecuencia de una meiosis seguida de singamia.

IMPORTANCIA BIOLÓGICA DE LA SINGAMIA Y DE LA MEIOSIS

Podemos llegar ya a la conclusión de que la reproducción sexual (singamia), seguida por la meiosis, constituye un sistema que permite la obtención de poblaciones heterocigóticas, es decir, poblaciones constituidas por individuos genéticamente variados. Desde un punto de vista biológico a largo plazo, estas poblaciones tienen una probabilidad de sobrevivir más elevada que las que son uniformes. La razón por la cual esta variabilidad tiene importancia biológica la comprenderemos pronto. Cualquier crisis o cambio ambiental, tal como una fuerte helada, pondrá de manifiesto que, en general, no todos los individuos de una misma especie responden exactamente del mismo modo ante aquella alteración particular. Algunos individuos morirán pero otros lograrán sobrevivir. Si todos ellos hubieran sido parecidos desde el punto de vista genético, o bien todos habrían sobrevivido o todos habrían sido eliminados. Lo que es también importante es que, como resultado de la crisis, la proporción de genes ventajosos habrá aumentado y la de genes no ventajosos habrá disminuido.

La tabla 1-1 presenta los diversos números de pares de genes en correspondencia con las clases de

esporas posibles, y, en consecuencia, con las de gametos que en teoría pueden ser producidos como resultado de la meiosis, y el número de genotipos diferentes que se pueden producir como resultado de un cruzamiento al azar al producirse la singamia. Si en el cruzamiento original nos fijamos en tres pares de genes, el número de clases de gametos procedentes del cruzamiento entre los individuos de la F_1 será de 8 y el número de clases de genotipos que podrán producirse será de 27. Ambos números aumentan de modo exponencial, de forma que en el hombre, con 46 cromosomas y miles de genes, es fácil comprender por qué no existen dos individuos iguales, a no ser que sean gemelos univitelinos.

TABLA 1-1

Número de pares de genes	2	3	6	n
Número de tipos de esporas (y de gametos subsiguientes)	4	8	64	2^n
Número de genotipos posibles en la F_2	9	27	729	3^n

Una población heterogénea constituye la materia prima sobre la cual actúa la selección natural para producir formas nuevas. Sin embargo, si la selección natural actúa durante un tiempo suficientemente largo, la población tenderá a hacerse homogénea de nuevo; los individuos poco adaptados (y con ellos sus genes) serán eliminados de la población, y la evolución acabará derivando hacia una cierta detención. Pero no hay pruebas de que esto haya sucedido (en realidad ha ocurrido lo contrario). Por ejemplo, las algas existen desde hace unos centenares de millones de años; los pteridofitos y los briófitos se originaron hace 300 millones de años; ambos viven aún en la actualidad y siguen presentando, según parece, activas variaciones e hibridaciones. Las plantas con flores, cuya primera aparición en el registro geológico se remonta a unos 100 millones de años, están evolucionando aún sin duda alguna.

La mayor parte de los animales son unisexuales, mientras que las plantas son en su mayoría bisexuales. Esto significa que en las plantas existe una posibilidad inherente para la autofecundación, lo cual es, desde el punto de vista biológico, indeseable, puesto que tiende a producir poblaciones homocigóticas. Así, no es sorprendente encontrar en las plantas que, por obra de la selección natural, ha aparecido una tendencia evolutiva claramente definida a evitar la autofecundación. En otras

palabras, las especies que se reproducen por fecundación cruzada tienen una ventaja genética sobre las que se reproducen por autofecundación. En el transcurso de la evolución del reino vegetal, se han desarrollado muchos dispositivos ingeniosos (algunos de los cuales se estudiarán más adelante) orientados al logro de la fecundación cruzada.

LAS MUTACIONES

Con el tiempo, incluso las poblaciones en las cuales domina la fecundación cruzada tenderían a hacerse más o menos uniformes, debido a que ni la singamia ni la meiosis pueden agregar nada nuevo a la reserva de genes de una especie dada. Para que la evolución continúe, deben agregarse nuevas características a las poblaciones; estas características aparecen de tiempo en tiempo y son debidas a las mutaciones. Estas pueden ser de distintos tipos. La más sencilla, y probablemente la más frecuente es la **mutación a nivel del gen**, que corresponde a un cambio intrínseco en un gen particular, cambio que queda registrado en la estructura del gen. Este cambio va pasando a todas las réplicas sucesivas del gen. La primera mutación que se reconoció en una colonia salvaje de *Drosophila* de ojos rojos fue la que presentaba un individuo con los ojos blancos. Este nuevo tipo de gen no había aparecido por obra de la segregación ni de una nueva combinación de genes; una característica claramente nueva había sido agregada a la reserva de genes de aquella colonia. Lo que es especialmente importante es que esta característica puede ser heredada y con ello transmitida a la descendencia. Se conocen actualmente centenares de mutaciones observadas en *Drosophila* y en muchos otros animales y plantas.

La mutación a nivel del gen es el tipo básico de mutación y, por esta causa, es el único camino seguido para la introducción real de novedades en la reserva de genes, por lo cual es probablemente el tipo más importante. Esto es especialmente significativo para los componentes de los diversos grupos de plantas (como los bacterios y las algas azules) en donde la reproducción sexual es poco frecuente o falta. Sin embargo, se conocen otros tipos de mutaciones relacionados con cambios en la estructura cromosómica debidos a fenómenos genéticos tan bien conocidos como el **entrecruzamiento**, **intercambio de segmentos**, **inversiones** y **fragmentación**. Dichas alteraciones establecen cambios en los **grupos ligados**, cuyo resultado son nuevas combinaciones de genes.

Otro tipo de mutación, más frecuente en las

plantas, es el debido a cambios en el número de los genomas existentes en el núcleo. Este tipo de mutantes se denominan **poliploides**. Se conocen dos tipos básicos de poliploides: **autopoliploides** y **alopoliploides**. En la autopoliploidía, un individuo diploide con $2n$ cromosomas produce espontáneamente gametos diploides a causa de alguna irregularidad en la meiosis. Cuando dos de estos gametos diploides fusionan entre sí, el esporófito resultante tendrá $4n$ cromosomas, es decir, cada núcleo tendrá cuatro genomas. En ciertos géneros de plantas se conocen largas series de poliploides. Por ejemplo, en los trigos, que han sido estudiados con algún detalle, $n = 7$; y se conocen especies con 14, 21, 28, 42 y 56 cromosomas. Dichas combinaciones se denominan **diploides**, **triploides**, **tetraploides**, y así sucesivamente.

Un punto a destacar es que, en los tetraploides, debido a que poseen $2n$ pares de cromosomas, la meiosis puede tener lugar de forma normal. Sin embargo, es probable que la fertilidad se vea hasta cierto punto reducida, debido a que en la primera fase de la meiosis tres de los cromosomas homólogos pueden ir a parar a un polo y sólo uno al otro polo. Cuando sucede esto, el desequilibrio cromosómico puede ser causa de una pérdida de vigor o incluso del establecimiento de condiciones letales. La plena fertilidad se da solamente cuando los cromosomas se reparten en dos juegos iguales, es decir, con dos genomas completos por cada gameto. Naturalmente, los gametos procedentes de un tetraploide serán diploides. Es frecuente que se usen con gametos haploides de la misma especie para producir un cigoto triploide. Existen trigos con 21 cromosomas (trigos triploides); también se conocen trigos pentaploides, con cinco dotaciones de genomas. Los triploides son altamente estériles a causa de la imposibilidad de dividirse un número impar de genomas en dos partes cualitativamente iguales durante la meiosis. Sólo por un azar remoto se producirá un gameto viable, por lo cual, desde el punto de vista práctico, los triploides se consideran estériles. Todo esto es también válido para el caso de números *impares* de ploidies (caso que se reproduce de una forma especial que será estudiada en el capítulo 27).

El segundo tipo de poliploide es el **alopoliploide** (o **afipoliploide**) que procede de un cruzamiento *interespecífico*. Al principio, los híbridos diploides tendrán $n + n^1$ cromosomas. Este es también estéril, porque, a menos que las dos especies parentales sean muy próximas, los cromosomas genéticamente homólogos no se encuentran en forma duplicada, por lo cual no puede producirse una

meiosis normal. Se conoce un cierto número de híbridos interespecíficos.

En algunos casos, y de forma completamente espontánea, estos híbridos diploides pueden mutar para formar un **alotetraploide** que tendrá $2(n + n^1)$ cromosomas o $(n + n^1)$ pares de ellos. Uno de los ejemplos clásicos de este caso es el de *Primula kewensis*, que apareció en un cultivo. Se trata de un híbrido interespecífico de *P. floribunda* y *P. verticillata*. Cada una de las especies progenitoras posee 18 cromosomas, pero el híbrido alotetraploide posee 36. Este tipo de mutantes son fértiles, puesto que cada cromosoma está presente por duplicado. Sin embargo, estos individuos están genéticamente aislados de sus predecesores y, si presentan suficientes diferencias morfológicas, pueden ser considerados propiamente como nuevas especies. De este modo, pueden aparecer especies nuevas literalmente en una sola noche. Como en el caso de *Primula kewensis*, la selección no interviene; todo empieza con un cruzamiento interespecífico seguido por la duplicación del número de los cromosomas para producir un alotetraploide. Mediante cruces apropiados, se han obtenido diversas especies de plantas que se encontraban ya en la naturaleza, y de las cuales se sospechaba que eran alotetraploides (*Spartina townsendii* = *S. alterniflora* x *S. maritima*).

Probablemente, Ownbey es el primer botánico que comprendió realmente que en la naturaleza aparecen nuevas especies alotetraploides. Observó primero híbridos estériles entre tres especies de *Tragopogon*. Algunos años más tarde se produjo una duplicación de los genomas, cuyo resultado fue la aparición de dos alotetraploides fértiles y un tercero parcialmente estéril. Ownbey designó los dos taxones fértiles como especies nuevas, basándose en que: "1) son un grupo natural, caracterizado por una combinación de características morfológicas distintivas; 2) se reproducen a sí mismos en condiciones naturales, y 3) el intercambio genético entre los anfiploides y las especies parentales queda impedido por una barrera genética (nivel de ploidía)." He aquí un ejemplo notable del origen de una especie nueva mediante una sola mutación.

Un tercer tipo de mutación es el **aneuploide**, en el cual se produce la adición o la pérdida de un cromosoma. En estos casos, el número de cromosomas se escribe como $2n + 1$ o $2n - 1$. En ciertos géneros, como en *Carex*, n puede tener valores de 6, 7, 8, 9, 10, 13, etc., según la especie. Esta serie es, pues, una serie aneuploide en la cual un cromosoma se encuentra en forma triplicada (o en forma

de uno solo) en el esporófito, mientras que todos los demás se encuentran por duplicado. El que está por triplicado es un trisómico. Puede haber como máximo tantos trisómicos en una especie como cromosomas en un genoma; es decir, si $n = 9$, pueden haber nueve trisómicos. Estos tipos de anomalía han sido estudiados con el género *Datura*, de la familia del tabaco (solanáceas). Un punto importante acerca de los trisómicos es que vuelve a producirse un desequilibrio cromosómico que provoca una fuerte reducción de la fertilidad.

Deberíamos subrayar aquí que incluso en los casos en que la reproducción sexual falta, ciertas mutaciones dan como resultado una cierta flexibilidad genética, aunque más limitada. Aunque los progenitores sean todos del mismo genotipo, esto puede producir una población particularmente bien adaptada a ciertas condiciones del medio que puedan tener así grandes probabilidades de éxito. Muchas compuestas herbáceas (por ejemplo, el diente de león) corresponden a esta categoría.

LA ESCALA DEL TIEMPO

En nuestro estudio de la evolución nos hemos centrado especialmente sobre la importancia de las mutaciones, de la variabilidad y de la selección natural. Otro factor especialmente importante es el tiempo; todos los demás factores requieren considerables períodos de tiempo para lograr su expresión completa. Las últimas estimaciones dan para la edad de la Tierra cifras de 5 000 000 000 a 6 000 000 000 de años. Los primeros fósiles hallados corresponden a unos 2 000 000 000 de años de antigüedad. Entre la formación de la Tierra y la aparición de estos primeros fósiles surgió la vida. Aunque el registro fósil de las plantas, desde 400 000 000 a 600 000 000 de años es muy escaso, puede admitirse con seguridad que, previamente a este tiempo, debió irse desarrollando la evolución con rapidez. En las últimas épocas geológicas, los restos fósiles de diversos grupos de plantas nos proporcionan un cierto registro de los procesos que tuvieron lugar durante la evolución. Estos restos constituyen la información de que disponen los paleobotánicos como guía en su reconstrucción del pasado.

Es extremadamente difícil para nosotros, puesto que nuestra experiencia personal queda limitada aproximadamente a unos 75 años, comprender el significado de períodos de tiempo de varios miles de millones de años. Un procedimiento útil consiste en pensar en la edad de la Tierra

(unos 6 000 000 000 de años) representada por un año del calendario, que empezará el día 1 de enero. Según esta escala de comparación, los primeros fósiles corresponderían aproximadamente al 1 de septiembre. Muchos grupos de algas y de animales primitivos no aparecerían hasta el 30 de noviembre; las plantas vasculares indudables, hasta el 7 de diciembre; y hasta el 25 de diciembre no aparecerían las primeras plantas con flores!

Si pudiéramos realizar una serie de fotografías tomadas de tiempo en tiempo de diversos fósiles pertenecientes a épocas diferentes y proyectáramos las películas obtenidas, podríamos ver un cuadro del proceso evolutivo general desplegándose ante nuestros ojos. Esta película, naturalmente, nos permitiría ver solamente los acontecimientos evolucionarios más importantes; seguramente no apreciaríamos los cambios imperceptibles que se originan por obra de pequeñas mutaciones, de cruzamiento entre razas y de selección natural. Sin embargo, de acuerdo con las pruebas aportadas por los estudios genéticos modernos, tales cambios se han producido a lo largo de milenios, y podemos afirmar con confianza que el mismo tipo de influencias han sido las que han tenido la principal intervención en la evolución desde los inicios de la vida.

Es fácil ver que la reconstrucción y la interpretación de restos fósiles de plantas es importante no sólo para entender la evolución sino también para esclarecer el origen de las relaciones entre los grupos actuales de plantas. En donde el registro fósil es relativamente bien conocido, como en las plantas vasculares, la historia evolutiva y las interrelaciones son mejor conocidas. Por la misma razón, los grupos con registro fósil insuficiente como el de los briófitos, no pueden relacionarse entre sí de una manera tan satisfactoria, y sus interrelaciones supuestas son más dudosas. En dichos grupos, es claramente necesario reconstruir el curso probable seguido por la evolución y esbozar las interrelaciones basándose exclusivamente en la posesión de características morfológicas, anatómicas, bioquímicas o ecológicas parecidas.

EFFECTOS DEL MEDIO AMBIENTE

De cara a nuestras predicciones nos ayuda la comprensión de las pruebas y realidades que nos rodean. Sabemos que el fenotipo de un individuo es el resultado de la acción del ambiente sobre su genotipo. El mismo genotipo, expuesto a distintos

tipos de ambiente, puede presentar genotipos diferentes en correspondencia con las diferencias del medio ambiente. Esto es especialmente visible en el caso de ciertas fanerógamas de vida anfibia. Por ejemplo, en *Potamogeton*, una planta acuática, las hojas sumergidas son finas, con frecuencia lineales, carecen de cutícula y no poseen estomas. Las hojas emergidas, que flotan sobre la superficie del agua, son más gruesas, generalmente elípticas y poseen estomas y cutícula bien diferenciados (fig. 1-1 A). El ranúnculo acuático, *Ranunculus aquatilis* (fig. 1-1 B), constituye un ejemplo aún más notable. En esta planta las hojas sumergidas están profundamente divididas, mientras que las hojas aéreas son simplemente lobuladas. En la mayoría de los grupos vegetales podemos encontrar ejemplos parecidos. Esta plasticidad fenotípica permite que la planta tenga un más amplio campo de tolerancia frente al medio y le asegura una mayor probabilidad de supervivencia en un medio sujeto a variaciones.

En una población integrada por una sola especie, se da con frecuencia una selección de fenotipos particulares por parte del ambiente. Por ejemplo, en la milenrama (*Achillea*) se han observado varias razas fenotípicas. En las regiones montañosas de California la mayoría de las plantas de esta especie quedan achaparradas, mientras que las que crecen en las tierras bajas son altas. Incluso cuando en un mismo medio se cultivan plantas procedentes de localidades topográficas distintas, cada uno de los fenotipos seleccionados de modo natural se mantiene distinto.

La variación ambiental en zonas geográficas tanto amplias como restringidas ha conducido a la selección de plantas cuya morfología y otras características las permiten sobrevivir y reproducirse. Con un conocimiento de la morfología externa de las plantas es posible generalizar sobre los climas. Por ejemplo, puede describirse una región dada enumerando su espectro de formas de vida, espectro que depende del clima de la región. El espectro de las formas de vida correspondiente a las regiones árticas es muy distinto del de un clima desértico, puesto que la selección natural habrá seleccionado un conjunto diferente de tipos morfológicos adaptados al medio de cada región. Muchas plantas se ven morfológicamente limitadas a un período estacional de buen desarrollo correspondiente a las condiciones favorables para el desarrollo de las partes aéreas; y si son perennes, deben poseer algunos sistemas que les permitan sobrevivir después de la estación desfavorable. Muchas flores silvestres de primavera, que nos son familiares, tienen

una época vegetativa relativamente corta, a pesar de lo cual son perennes; son plantas que entran ya en reposo a principios de verano.

La morfología general de una planta, además de venir determinada por su genotipo, está también influida por el efecto del medio ambiente. Este, a su vez, actúa como un factor selectivo fundamental frente al espectro de tipos morfológicos de una región dada. La interacción de estos factores, al igual que de otros, ha conducido a la evolución de los tipos de vegetación del mundo.

Asimismo, la morfología general de las plantas determina el papel que cada una de ellas tendrá en el desarrollo de una comunidad vegetal. Las primeras plantas que colonizan una región adecuada y disponible son marcadamente distintas de las que la ocuparán más tarde. Claro está que la morfología no es el único factor que interviene, pero debemos darnos algunas indicaciones sobre las exigencias fisiológicas de muchas especies.

Según sus necesidades nutricionales, las plantas pueden dividirse en diversos grupos. Por ejemplo, la mayoría de las plantas autotróficas sólo necesitan sustancias inorgánicas y una fuente de energía para el crecimiento. Si la fuente de energía es el sol, las plantas se denominan fotoautotróficas; si la energía proviene de reacciones químicas, las plantas se denominan quimioautotróficas. Las plantas quimioautotróficas obtienen la energía mediante reacciones de oxidación-reducción que tienen lugar entre diversas sustancias inorgánicas, como el ácido sulfhídrico, el amoníaco y el hidrógeno. Las plantas autotróficas asimilan anhídrido carbónico y, en su mayor parte, obtienen el hidrógeno a partir de donadores inorgánicos. Sin embargo, se conocen unos pocos bacterios fotosintéticos que pueden utilizar ácidos orgánicos como donadores de hidrógeno.

A diferencia de las autotróficas, las plantas heterotróficas deben disponer de alguna fuente de sustancias orgánicas. Estos compuestos orgánicos actúan como substratos oxidables; son a la vez una fuente de energía y de carbono. Algunas plantas heterotróficas asimilan pequeñas cantidades de anhídrido carbónico, pero deben disponer de suministros adicionales de carbono y compuestos orgánicos. Dichos compuestos pueden proceder de las plantas muertas o de restos de animales, en cuyo caso dichos organismos se denominan saprófitos o saprobios. En cambio, los heterótrofos parásitos satisfacen sus necesidades a expensas de hospedantes vivos. Algunas plantas parásitas son parásitos obligados; deben disponer de un hospedante vivo. Otras, que se incluyen entre los parásitos

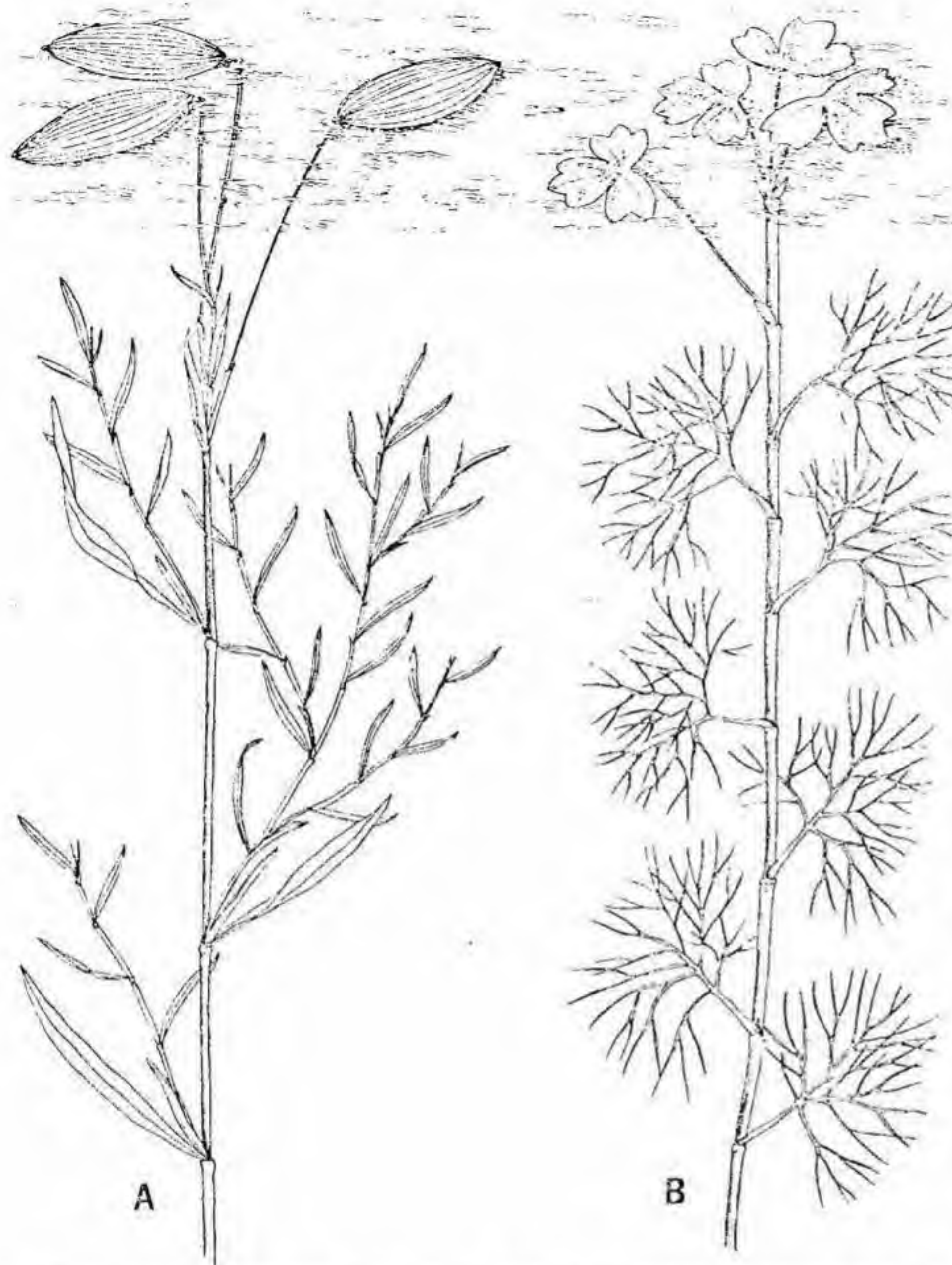


FIGURA 1-1. Diferencias en la respuesta fenotípica relacionada con diferencias ambientales en el caso de las hojas emergidas y sumergidas. A, *Potamogeton grammineus*, X 0,5; B, *Ranunculus aquatilis*, X 0,5.

facultativos, pueden vivir tanto en forma saprofítica como en forma parásita.

La mayor parte de las algas, de los briófitos y de las plantas vasculares son fotoautótrofos. Aunque fotoautótrofos, ciertos bacterios y algas son capaces de vivir en medios con sustancias orgánicas en forma disuelta. Estos casos pueden considerarse como heterótrofos facultativos o mixótrofos. Existen unas pocas algas fotótrofas que no son completamente independientes de los aportes

externos de sustancias orgánicas; estos auxótrofos son incapaces de sintetizar ciertas sustancias indispensables para el crecimiento. Aunque pertenecientes a grupos básicamente autótrofos, un cierto número de plantas pueden ser parásitas, semiparásitas o saprofíticas, como ocurre con la cucuta, el muérdago y *Monotropa uniflora*, respectivamente.

Ninguno de los bacterios ni de los hongos posee clorofilas del tipo de las que se encuentran

en los demás grupos de plantas. Sin embargo, algunos bacterios poseen pigmentos en cierto modo parecidos y pueden llevar a cabo la fotosíntesis; otros son quimiotróficos. La mayor parte de las especies bacterianas y la totalidad de los hongos verdaderos y de mixomicetos son heterótrofos. Entre ellos, sólo los mixomicetos son fagotróficos, es decir, ingieren partículas alimenticias sólidas. Unas pocas de las unicelulares son fagotróficas, aunque esto ocurre entre especies provistas de clorofila.

Entre los diversos organismos existen muchas interrelaciones, y éstas son con frecuencia importantes para su nutrición. Se observa una tendencia a considerar una sola planta o el cuerpo de un animal como un individuo, pero generalmente esto sólo es cierto en un solo sentido. Después de un detenido examen, se encuentra que muchos de estos "individuos" resultan ser agregados de individuos pertenecientes a diferentes especies. Por ejemplo, se pueden aislar, a partir de las partes internas o de la corteza de un solo árbol muchas algas, hongos, bacterios y otros organismos. Algunos de estos organismos son parásitos o pueden llegar a serlo si el estado del hospedante lo permite. Otros son saprofíticos y viven sobre las partes muertas de la planta. Incluso otros colaboran, en cierto modo, con la planta hospedante. El término simbiosis, tal como lo aplicaba originariamente De Bary, se empleó para denominar cualquier relación de este tipo entre organismos distintos. Este término se aplica ahora de forma general a lo que quedaría mejor descrito con el de parasitismo recíproco. Son ejemplos conocidos de este fenómeno, entre las plantas, las relaciones entre algas y hongos que constituyen los líquenes, y las relaciones micorrízicas, en donde ambos participantes resultan beneficiados por la asociación. Los que estén interesados en conocer una clasificación completa de las relaciones simbióticas pueden consultar la obra de McDougal.

A primera vista, puede parecer que la nutrición y la simbiosis tienen poca importancia de cara a los estudios morfológicos. Sin embargo, forma y función se dan la mano, y la evolución de diversos grupos de organismos se realiza algunas veces de forma relacionada. Nadie discurriría el hecho de la buena adaptación morfológica de las hojas a la fotosíntesis. Tampoco hay ninguna duda de que ciertas características morfológicas, tanto de las plantas como de los animales, van directamente unidas a las relaciones simbióticas. Por ejemplo, el néctar de las flores actúa atrayendo a los insectos que

transportarán el polen. Los hongos depredadores producen curiosos lazos capaces de capturar nematodos, lazos que en muchos casos sólo se forman cuando en el medio que rodea al hongo viven dichos gusanos.

Otros ejemplos frecuentes de correlación de estructura con relaciones de parasitismo y de simbiosis son los siguientes: haustorios de plantas vasculares y hongos parásitos; bolsas especiales en los insectos que cultivan hongos, en las cuales conservan el inóculo fúngico; y la forma especial de las raíces habitadas por hongos micorrízicos o por bacterios fijadores de nitrógeno.

EL CRITERIO EVOLUTIVO

La meta que se han propuesto ciertos botánicos investigadores es intentar determinar las relaciones filogenéticas entre los organismos. Indudablemente, la evolución es la clave de dichas relaciones filogenéticas; por ello, cualquier prueba que arroje luz sobre el proceso de la evolución aclarará también los problemas de filogenia. Por esta razón, siempre que se dispone de registro fósil, los datos correspondientes se han incluido en la parte dedicada a cada grupo de plantas.

Casi con toda certeza, los primeros grupos de plantas que aparecieron en la evolución fueron bacterios, hongos y algas. A ellos corresponde el registro fósil más antiguo de que disponemos, y existen componentes de estos grupos que parecen estar muy cerca de los antecesores unicelulares de las plantas pluricelulares. Aunque los briófitos han dejado un registro fósil bien pobre, se considera que han evolucionado aproximadamente al mismo tiempo que las plantas vasculares, es decir, en alguna época situada en la era paleozoica. Sabemos que se dispone de fósiles indudables de plantas vasculares desde mediados del Paleozoico, pero es posible que haya que situar su aparición más al principio de esta era. Puesto que tienen la historia fósil más completa entre todas las plantas, basándose en ella, su evolución puede ser trazada con mucha mayor certeza. Se sostiene generalmente, hoy en día, que los briófitos y las plantas vasculares derivaron por evolución de las algas verdes de la línea de las clorofíceas, pero el momento exacto y la forma en que lo hicieron está aún en duda.

Puesto que el enfoque evolucionista nos suministra un eje común para examinar el desarrollo del reino vegetal, puede considerarse que el principal tema de este libro es la evolución.

- Dobzhansky, T., *Genetics and the Origin of Species*, 2.^a Ed. Nueva York: Columbia University Press (1941).
- Huxley, J. S., *Evolution: The Modern Synthesis*. Nueva York: Harper & Row (1942).
- McDougal, W. B., "The Classification of Symbiotic Phenomena". *Plant World*, 21: 250-256 (1918).
- Owñbey, M., "Natural Hybridization and Amphiploidy in the Genus *Tragopogon*". *Am. J. Bot.*, 37: 487-499 (1950).
- Ross, H. H., *A Synthesis of Evolutionary Theory*. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, Inc. (1962).
- Stebbins, G. L., Jr., *Variation and Evolution in Plants*. Nueva York: Columbia University Press (1950).

2

CLASIFICACIÓN

En ciencia, como en otros campos del conocimiento, es difícil retener y recordar un amplio número de hechos inconexos. Por esta razón, los científicos han ideado métodos especiales para organizar la información. Muchos de estos métodos han quedado concretados en esquemas formales o clasificaciones. Los botánicos han adaptado a las plantas varios sistemas de clasificación. Algunos de éstos, basados arbitrariamente en un número limitado de criterios, se denominan *clasificaciones arbitrarias*; otros, basados en un amplio número de características, se denominan *clasificaciones naturales*. En algunos casos, estas clasificaciones pueden presentar relaciones evolucionarias, y pueden ser *fenéticas* o *filogenéticas*.

SISTEMAS FENETICOS Y SISTEMAS FILOGENETICOS

Tanto en los sistemas de clasificación filogenéticos como en los fenéticos, el biólogo intenta disponer las plantas o los animales en un sistema, empezando por los más sencillos hasta llegar a los organismos más completos según caminos que parecen haber sido los que ha seguido la evolución. Así, al llegar a cualquier grupo de especies, los biólogos intentan seleccionar características a las que atribuyen significación filogenética. Los criterios empleados en ello varían ampliamente según sea el grupo de plantas en cuestión y el nivel de la clasificación. Los sistemas filogenéticos utilizan pruebas basadas en los antecesores fósiles, mientras que los sistemas fenéticos se basan normalmente sólo sobre la información existente en las plantas actuales (véase cap. 28). En ambos sistemas, las características o criterios pueden ser

morfológicos o anatómicos, si se basan sobre la disposición celular o la organización de las células de forma y función parecidas que constituyen tejidos. Pueden basarse fundamentalmente en características bioquímicas o fisiológicas, tales como la naturaleza de la pared celular, de las reservas nutritivas y de los pigmentos. Pueden centrarse en los órganos reproductores o en la distribución de las diversas partes o células reproductoras móviles de estos órganos. O pueden fijarse en detalles citológicos, como el número de cromosomas o diversas características genéticas. Los criterios útiles tienen como característica esencial el ser razonablemente constantes.

Así, para clasificar las plantas es necesario observar y evaluar muy diversos tipos de características y, normalmente, con considerable detalle. Para llegar a obtener una ordenación satisfactoria puede ser necesario examinar la morfología de una planta y su anatomía; y estudiarla desde el punto de vista citológico, genético, bioquímico y ecológico.

LA NECESIDAD DE LA IDENTIFICACION DE LAS PLANTAS

En ciertos aspectos taxonómicos, la botánica es esencialmente una ciencia descriptiva. Del mismo modo que los físicos y los químicos emplean unidades como los erg, los grados, los electrones y los gramos, los botánicos tienen una unidad fundamental: la especie. Sin embargo, contrastando con la exactitud que caracteriza a las unidades de los físicos y de los químicos, las especies no son tan fáciles de definir, y pocos biólogos las definen exactamente del mismo modo. Esto es principalmente debido a que las especies no son estáticas. Si admitimos que las especies son unidades vivas evolucionarias y que están sujetas a cambios genéticos, queda entonces claro que no pueden permanecer estáticas. Nos encontramos con poblaciones dinámicas, sujetas a cambios y con fluctuaciones que algunas veces son causa de superpoblación en algunos caracteres esenciales. La difuminación de los límites entre las especies hace con frecuencia que la determinación de éstas sea hasta cierto punto arbitraria. Así, al cambiar el concepto de una especie, el sistema de clasificación debe ser modificado. Se hace necesario introducir cambios a medida que se va disponiendo de mayor información acerca de las diversas especies, y también debido a que pueden aparecer diferencias significativas dentro de las mismas especies, como consecuencia de la evolución.

En aspectos más exactos de la botánica, como los que tratan de los procesos fisiológicos y bioquímicos, las conclusiones a que se llega deben relacionarse con especies o géneros particulares. Por ello, es importante que los botánicos sepan cómo identificarlos. Por ejemplo, si ciertos fenómenos particulares se atribuyen a una especie dada, debemos estar seguros de que, cada vez que realicemos un cierto trabajo experimental, estemos empleando individuos pertenecientes a la misma especie. Es más, deberíamos estar ciertos de que las plantas empleadas no son solamente iguales desde el punto de vista morfológico sino también desde el punto de vista genético. Claro está, la utilidad de los estudios fisiológicos o experimentales depende solamente de la base taxonómica sobre la cual están fundamentados. Se sabe que ciertos organismos son muy parecidos morfológicamente, pero genéticamente o fisiológicamente son muy distintos; en cambio, se sabe que otros organismos son muy parecidos morfológicamente y fisiológicamente, pero genéticamente son completamente distintos. En otras ramas de la biología, como en la ecología y la genética, es igualmente importante tener un buen conocimiento de los aspectos taxonómicos del problema investigado.

NIVELES DE CLASIFICACION

Debemos reconocer que cualquier sistema creado por el hombre está sometido a la influencia de su particular interpretación de la naturaleza y de los procesos naturales tal como son conocidos en aquel momento, así como a su conocimiento de la historia evolucionaria de las plantas reconstruida a partir del registro fósil. Por esta razón han aparecido tantos sistemas de clasificación, en particular para los niveles superiores de clasificación. Los botánicos difieren en sus opiniones y han apreciado las mismas pruebas procedentes de plantas vivas y fósiles concediendo distinta importancia a los criterios empleados para distinguir los taxones.

Las principales categorías que se usan de modo general en la clasificación de las plantas son las siguientes:

Reino vegetal	
División	
Clase	
Orden	
Familia	
Género	
Especie	

El sistema de clasificación adoptado en este libro aparece, junto con los nombres de los diversos grupos, en las guardas de este volumen.

NOMENCLATURA

El modo de nombrar las plantas que se ha aceptado internacionalmente está basado en un sistema binomial de nomenclatura. Con algunas diferencias, nuestro sistema de nomenclatura moderno arranca de los trabajos de Linneo publicados en 1753. En ellos propuso que los géneros se dividieran en especies y que el nombre de cada especie estuviera formado por dos palabras, el nombre genérico seguido por un epíteto específico. La mayoría de los nombres y de los epítetos se sacan de palabras de raíz griega o latina, y en muchos casos son descriptivos. Un ejemplo de uno de los binomios de Linneo es *Pteridium aquilinum*, cuya etimología es: del griego *Pteris* (un tipo de helecho) y del latín *aquila* (águila, por referencia al aspecto de águila volando que presentan los haces vasculares del peciolo). Empleando este procedimiento, Linneo creó cientos de binomios para denominar plantas y animales, muchos de los cuales se usan todavía.

La mayor ventaja de los binomios latinos radica en que son comprendidos y aplicados por todos los investigadores del mundo. El latín y el griego son lenguas antiguas y bien establecidas, y son suficientemente flexibles para permitir un número casi ilimitado de combinaciones para emplear como nombres. Este sistema es preferible a cualquier otro que emplee nombres locales, provinciales o incluso nacionales. Los nombres populares tienen poco significado para la gente de otros países, o incluso para los habitantes de distintas partes de un mismo país, y con frecuencia pueden confundirse con nombres aplicados a la vez a organismos distintos. Un ejemplo es el de diversas plantas que se denominan "cedro". Este nombre se emplea, entre otros, para designar algunas de las especies de géneros de coníferas. *Chamaecyparis*, cedro amarillo y ciprés amarillo; *Thuja*, cedro rojo; *Cedrus*, cedro del Líbano; *Libocedrus*, cedro de incienso; *Juniperus*, cedros de lápices, y también se aplica a un género de angiosperma, y *Cedrela*, cedro de cajas de cigarro.

El binomio es un simple nombre, un simple sistema de designar una planta dada. No tiene otra significación filogenética que indicar el género al cual pertenece una especie dada. Así, si una planta ha sido correctamente identificada y bien

denominada, siempre llevará el mismo binomio, y ninguna otra planta podrá llevarlo.

Para asegurar la estabilidad de la nomenclatura, se ha organizado la Asociación Internacional de Taxonomía Vegetal, con la finalidad de establecer principios y procedimientos tanto para la clasificación (taxonomía) como para la nomenclatura (denominación). Muchos de los problemas que surgen en la nomenclatura son francamente complejos, y la Asociación Internacional, con periodicidad de unos pocos años, un *Código Internacional de Nomenclatura Botánica* para ayudar a los botánicos a mantener la uniformidad en la nomenclatura de las plantas.

RELACIONES ENTRE LAS PLANTAS INFERIORES Y LOS ANIMALES

Entre las plantas inferiores existen diversos grupos próximamente relacionados con los grupos inferiores de animales. Por ejemplo, ciertas algas (que estudiaremos aquí) se consideran con frecuencia como protozoos por parte de los zoólogos. Algunos de los grupos de plantas de tipo fúngico se incorporan con frecuencia al reino animal por obra de los zoólogos. Es probable que nunca sea posible asignar muchos de estos grupos inferiores al reino vegetal o al reino animal a satisfacción completa, tanto de los botánicos como de los zoólogos. Sin embargo, poco se gana discutiendo. Si se acepta el principio de la evolución orgánica, no hay razón para sorprenderse de esta estrecha relación. En realidad, podíamos esperararlo, puesto que casi con toda certeza las primeras formas de la evolución no estaban claramente diferenciadas entre sí. En realidad, tiene bien poca importancia poder decidir si algunos de estos organismos son plantas o son animales. El punto importante consiste en que algunos de ellos poseen características vegetales y características animales. Por ello, podemos considerar a estos organismos con la misma razón como plantas con afinidades animales (y entonces podemos incluirlas entre las plantas) o como animales con afinidades vegetales (y entonces podemos incluirlos entre los animales). Con la intención de designar a este grupo heterogéneo, algunos investigadores han propuesto la creación de grupos de organismos distintos del reino vegetal y también del reino animal, denominados Protistas o Moneras. Otros biólogos han decidido clasificar todos los grupos de animales y de plantas dentro de filums, en lugar de clasificar los animales en filums y

las plantas en divisiones. En principio, muchos biólogos opinan que se trata de una clasificación más lógica. Pero el *Código Internacional de Nomenclatura Botánica* establece que las plantas deben clasificarse en divisiones; y puesto que el empleo de la división es anterior al del filum, es más lógico clasificar las plantas y los animales dentro de divisiones que dentro de filums. Estas ideas no han sido aceptadas de modo general; y la mayoría de los biólogos ordenan los grupos de plantas en divisiones y los grupos de animales en filums.

ORDEN DE ESTUDIO DE LAS DIVISIONES DE LAS PLANTAS

En este texto, los líquenes (cap. 5) están si-

tuados inmediatamente después de los hongos (cap. 4), puesto que la mayoría de los líquenólogos los consideran actualmente como pertenecientes a los hongos. Aunque esta curiosa asociación se denomina líquen, su morfología general, así como también sus características reproductoras, tienen un carácter estrictamente fúngico. A continuación de estos capítulos, los bacterios (cap. 6) se estudian antes de las algas azules (cap. 8) a causa de las posibles afinidades que puedan tener. Debido a que las algas verdes (cap. 15) se consideran de modo general como los predecesores de las plantas terrestres y puesto que constituyen la principal línea de evolución que conduce a los briófitos y a las plantas vasculares, serán el grupo de algas que estudiaremos en último lugar.

BIBLIOGRAFIA

- Bailey, L. H., *How Plants Get Their Names*. Nueva York: The Macmillan Co. (1933).
- Benson, L., *Plant Classification*. Boston: D. C. Heath & Co. (1957).
- Bold, H. C., *Morphology of Plants*. Nueva York: Harper & Row (1957).
- Copeland, H. C., *The Classification of Lower Organisms*. Palo Alto, Calif.: Pacific Books (1956).
- Cronquist, A., "The Divisions and Classes of Plants". *Bot. Rev.*, 26(4): 425-482 (1960).
- Lawrence, G. H. M., *Taxonomy of Vascular Plants*. Nueva York: The Macmillan Co. (1951).
- Stebbins, G. L., Jr., *Variation and Evolution in Plants*. Nueva York: Columbia University Press (1950).

PLANTAS NO VASCULARES

DIVISIÓN MIXOMICETES

Hasta hace relativamente poco, los mixomicetes en sentido amplio, los hongos verdaderos y los bacterios se colocaban conjuntamente dentro de una sola división: los hongos. Esta agrupación se basaba en la simplicidad de su estructura, su ausencia de clorofila y el almacenamiento de sustancias de reserva en formas distintas del almidón. Actualmente, estos grupos se tratan en general como tres divisiones separadas: los mixomicetes, los eumicetes y los esquizomicófitos. Sin embargo, en algunas obras recientes, los dos primeros grupos se colocan dentro de una sola división, los micetes. A causa de las diferencias en la estructura nuclear, en la composición química de la membrana celular y en otros aspectos, los bacterios no pueden continuar considerándose como relacionados próximamente con los hongos verdaderos y los mixomicetes. Existe una cierta inseguridad respecto a las relaciones entre estos dos últimos grupos.

Dentro de la división mixomicetes se incluyen organismos pertenecientes a dos grupos muy distintos: la clase mixomicetes, con verdaderos plasmodios, y el grupo de los que presentan agregados celulares. Dentro de este último grupo se encuentran dos clases —los acrasiomicetes y los labirintulomicetes— que resultan no estar próximamente relacionados ni entre sí ni con los mixomicetes. Todos los organismos de esta división están caracterizados por la posesión de fases asimiladoras desnudas. El cuerpo asimilador es multinucleado en los mixomicetes y uninucleado en las dos otras clases de estructura celular. A diferencia de los bacterios, los núcleos están limitados por membranas nucleares y son parecidos a los de las plantas superiores y de animales. Los mixomicetes, los acrasiomicetes y algunos labirintulomicetes son capaces de alimentarse por fagocitosis, es decir, ingiriendo partículas

alimenticias sólidas. Excepto en lo que se refiere a estos puntos de contacto y a algunos otros parecidos superficiales, los diversos grupos de esta división son completamente distintos tanto por su estructura como por su reproducción. Por esta causa, cada grupo será estudiado por separado.

CLASE MIXOMICETES

Se conocen unas 450 especies de mixomicetes, la mayor parte de las cuales goza de una distribución cosmopolita. Crecen sobre materia orgánica húmeda, como estiércol, madera, suelo y plantas muertas. Todos ellos poseen una fase acelular asimiladora, desnuda, llamada plasmodio.

EL PLASMODIO

El plasmodio es multinucleado y puede desplazarse de forma ameboide en muchas especies. Ingiere partículas alimenticias sólidas, del mismo modo como lo hace una ameba, y puede absorber también sustancias nutritivas disueltas. En la mayoría de las especies se alimenta de bacterios y seguramente también de otros pequeños organismos que viven en el medio. El plasmodio es una estructura diploide de forma más bien indefinida y algunas veces cambiante (fig. 3-1). La mayoría de las primeras descripciones de plasmodio están basadas en observaciones de los de un solo orden, el de las fiserales. Los plasmodios de este grupo se encuentran con frecuencia sobre la superficie de la madera o de otros materiales, mientras que los de muchos otros mixomicetes permanecen escondidos en el interior de dichos substratos. Algunos estudios recientes han puesto de manifiesto que los plasmodios de algunas especies son mucho más sencillos que los de las fiserales.

Los plasmodios de muchos mixomicetes se desplazan mediante un lento movimiento ameboide. Los plasmodios en movimiento tienen típicamente una forma en abanico y están formados por una red de filamentos o túbulos semejantes a venas. Hacia la base del abanico, estos túbulos son anchos y poco ramificados, pero se van haciendo más delgados y más ramificados conforme se acercan al borde anterior. En este borde de avance, no se aprecia ninguna organización filiforme, sino que está constituido por una capa continua de protoplasma. Cada filamento tubular del plasmodio está formado por una capa externa semisólida y hialina de protoplasma y una parte interna fluida. La

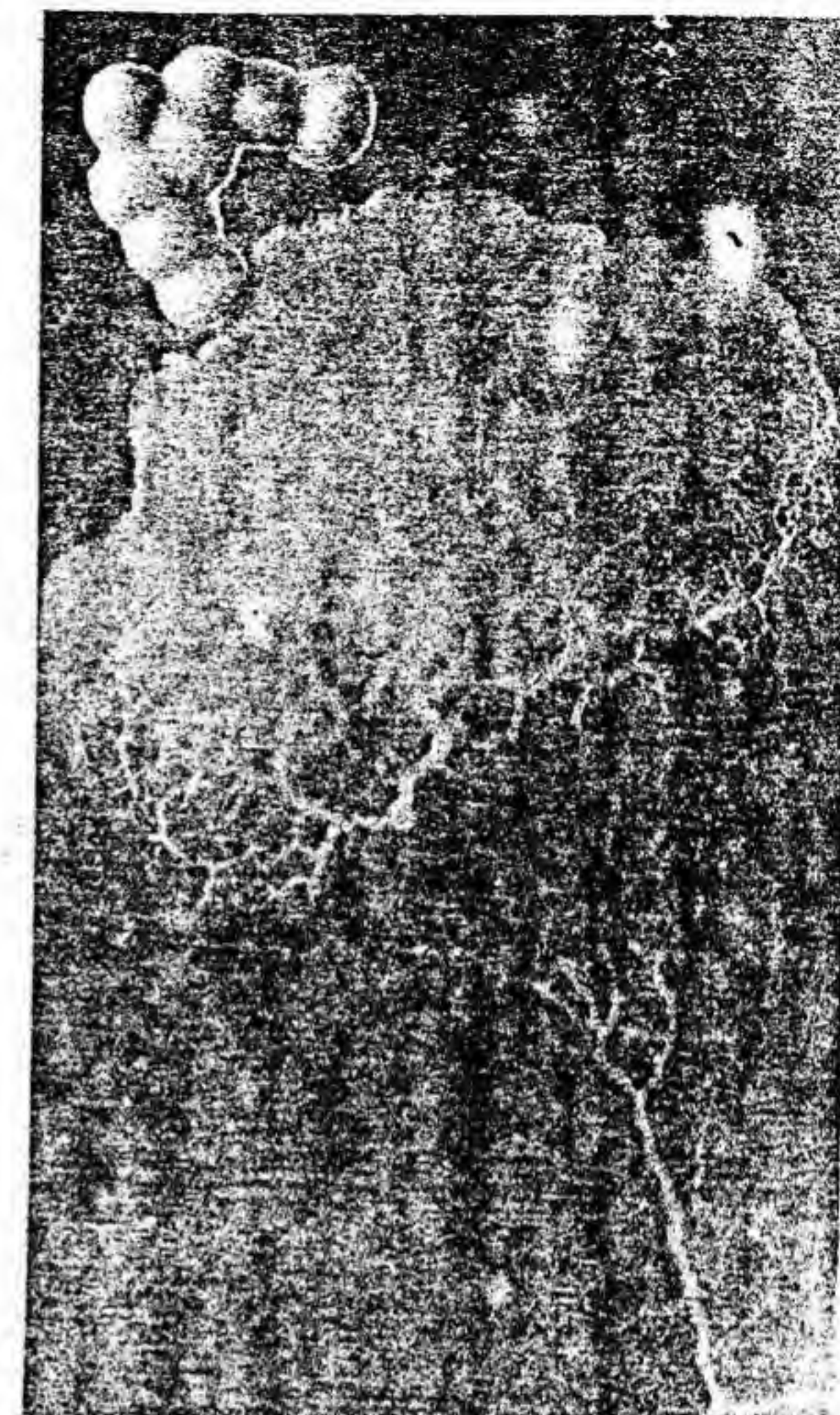


FIGURA 3-1 Pequeño plasmodio de *Physarum* (el plasmodio puede verse durante su desplazamiento hacia una masa de células de levadura, en el ángulo superior izquierdo), x 3.

totalidad del filamento está constituida por protoplasma, pero la superficie externa está en estado de gel, mientras que la interna no está en dicho estado. No puede distinguirse ninguna célula. En el interior de los túbulos, la parte más fluida del protoplasma está sometida a una corriente rítmica rápida: circula en una dirección por espacio de unos pocos segundos, se lentifica hasta pararse, invierte el sentido de fluencia y circula en dirección opuesta. La porción circulante de protoplasma tiene normalmente un aspecto granular debido a la presencia de los orgánulos del mixomicete, gránulos de pigmento, células bacterianas y otros materiales ingeridos por el plasmodio.

En dicho plasmodio se encuentra una proteína contráctil, llamada mixomicosina, que probablemente sea la responsable de los movimientos de circulación.

Sólo los plasmodios de relativamente pocas especies han sido aislados y cultivados en cultivo puro. El de una sola especie, *Physarum polycephalum*, ha sido obtenido en cultivo puro sobre un medio de composición química definida. En cultivo, el plasmodio de *P. polycephalum* no adopta forma en abanico, siempre y cuando disponga de suficiente sustancia nutritiva. Por el contrario, se mantiene inmóvil y forma un disco fino y compacto, que se extiende por la superficie del medio de cultivo.

En algunos grupos de mixomicetes, se han encontrado plasmodios parecidos. El de *Echinostelium* es microscópico y tiene forma de ameba; carece de la organización venulada y presenta solamente débiles movimientos de circulación interna. En *Stemonitis*, el plasmodio es mayor que el de *Echinostelium* pero el protoplasma es transparente y no presenta gránulos. Parece carecer de la capa externa gelificada de los túbulos, excepto en las venas mayores; el abanico de avance está formado por un retículo de filamentos delgados. El plasmodio de algunas especies es incoloro, pero el de otras puede ser amarillo, violeta o rojizo.

Si las condiciones se mantienen favorables, el plasmodio continúa absorbiendo alimentos y otras sustancias, y aumenta de tamaño. En ciertas condiciones, cuando la temperatura y la humedad dejan de ser favorables para la continuación del crecimiento, el plasmodio puede convertirse en una estructura perdurante, en fase de reposo, denominada esclerocio. Los esclerocios son masas redondeadas de forma irregular formadas por muchos compartimentos diminutos con aspecto celular. Se han descrito casos de esclerocios de diversas especies que han conservado su viabilidad durante dos años o más. En condiciones favorables, el esclerocio recupera el aspecto de plasmodio.

LA ESPORULACION

Se ha pensado que en los mixomicetes la esporulación era inducida por diversos factores del medio ambiente, entre los cuales figuran los efectos de la luz, pH, humedad, agotamiento de los alimentos disponibles, etc. Probablemente los factores que influyen sobre este cambio varían de una especie a otra, o bien varios de los citados intervienen a la vez en algunas especies.

Antes de que se produzcan las estructuras esporíferas, el plasmodio acostumbra a desplazarse hasta ocupar sobre el sustrato una posición más abierta. En ciertos casos va hasta la superficie de

los tallos o de las hojas de plantas vivas o muertas, hasta las posiciones más favorables para la dispersión de las esporas. Una vez allí, el plasmodio se concentra en una o más masas, que lentamente adoptan la forma de las estructuras esporógenas o fructificaciones. En un género, *Ceratiomyxa*, las esporas se forman individualmente y externamente sobre una estructura filamentosa o columnar blanca. En el resto de los casos, las esporas se forman de modo endógeno, es decir, en el interior de la fructificación. Se conocen diversos tipos de fructificación. Uno de ellos, llamado etalio, está formado por la concentración de la totalidad del plasmodio formando una o diversas masas en forma de almohadilla o redondeadas (fig. 3-2 A). En dichas masas se forma una capa externa estéril, el peridio, que rodea un conjunto de esporas solas o de esporas entremezcladas con un capilicio (fig. 3-2 C). El capilicio está formado por una maraña de filamentos, algunas veces soldados formando un retículo y entremezclados con las esporas. Un segundo tipo de fructificación, denominado plasmodiocarpo (fig. 3-2 B), parece desarrollarse directamente a partir de las principales partes venosas del plasmodio. Los plasmodiocarpos son sésiles y de forma variable. Los de una misma especie son algunas veces ramificados, en forma anular o, simplemente, alargados. En el tercer caso, el esporangio, un solo plasmodio forma típicamente un gran número de fructificaciones independientes. Los esporangios son más pequeños y de tamaño más regular que muchos etalios y plasmodiocarpos, y son pedunculados o sésiles (fig. 3-2 C). Normalmente, en la base de las fructificaciones de los mixomicetes y presentando adherencia sobre el sustrato puede verse una película membranosa fina y brillante, el hipotato.

Se encuentran pasos intermedios entre los tres tipos de fructificaciones descritos. Algunas especies producen a la vez esporangios y plasmodiocarpos. Los esporangios de otras especies forman masas apretadas en las cuales algunos de ellos están parcial o totalmente fusionados.

No todos los esporangios de cada especie presentan capilicio, aunque en general se encuentran estructuras estériles de algún tipo. Algunos capilicios acompañan a una estructura columnar central, la columela (fig. 3-2 C), que puede corresponder simplemente a la continuación del estipe o estípote (pedúnculo) hacia el interior de la porción esporífera del esporangio.

La meiosis tiene lugar durante la formación de las esporas y en el interior de las fructificaciones en vías de formación. Porciones uninucleadas de

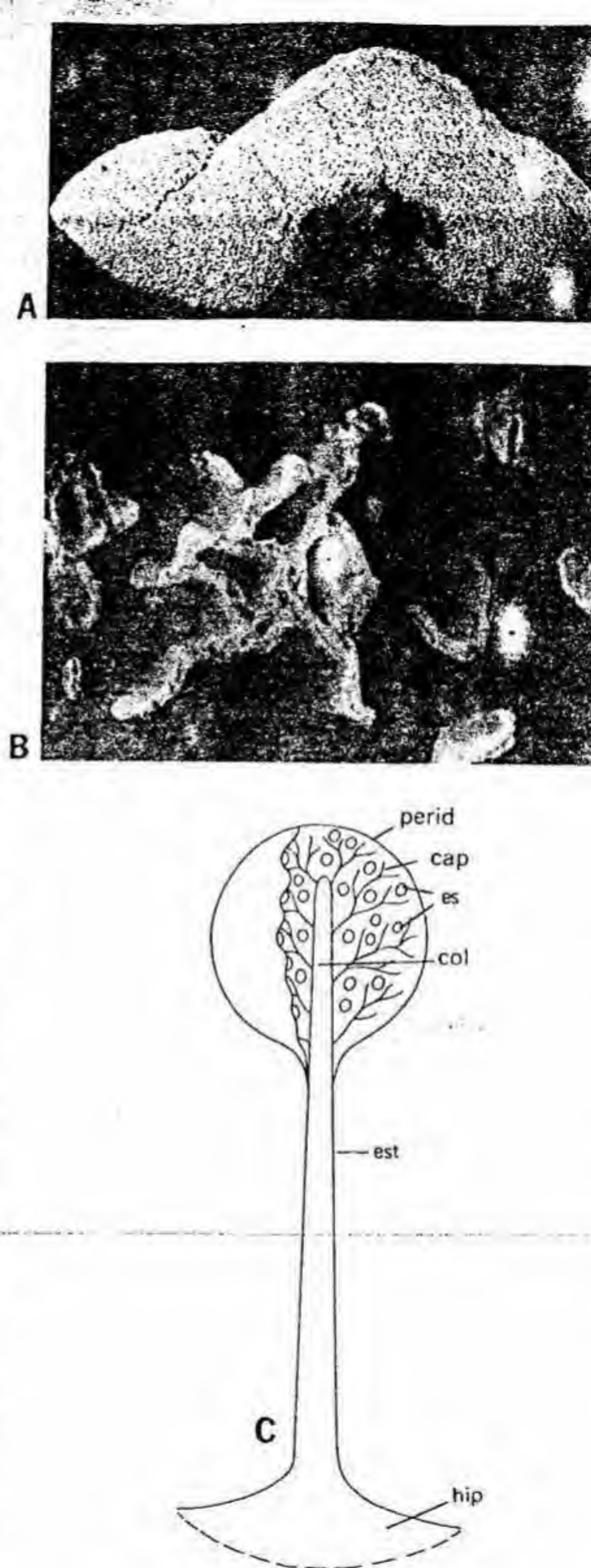


FIGURA 3-2 A, etalio de *Fuligo septica*, x 0,5; B, plasmodiocarpos de *Physarum bivalve*, x 5; C, esporangio. perid, peridio; cap, capilicio; es, esporas; col, columela; est, estipe o pedicelo; hip, hipotato.

protoplasma quedan rodeadas por una membrana y maduran constituyendo esporas. Al mismo tiempo, se forman también los filamentos del capilicio. En algunas especies, parece ser que el capilicio se desarrolla mediante depósito de sustancias dentro o sobre la superficie de ciertos vacuólos. Es posible que intervenga también en esta formación, un retículo de invaginaciones tubulosas, que se desarrolla desde el peridio hacia el interior. En algunos de los estemonitales, no se forman ni vacuólos ni invaginaciones. En este caso, los filamentos del capilicio parecen madurar gradualmente dentro del protoplasma. Como sustancias constituyentes del capilicio se han citado la quitina y la celulosa, pero se necesitan aún más estudios para que estos datos puedan ser aceptados.

Cuando el esporangio está maduro, las esporas quedan libres dentro de él, aunque entremezcladas con el retículo del capilicio. Los esporangios maduros se abren de distintos modos. En algunos mixomicetes, el peridio es una estructura muy delicada que desaparece tan pronto como el esporangio alcanza la madurez. En otros casos, el peridio se hiende, ya sea de forma irregular, ya a lo largo de líneas preestablecidas, permitiendo así la salida de las esporas. A continuación, el capilicio puede extenderse, formando un retículo mucho más abierto. El capilicio de algunas especies es higroscópico y se extiende o se recoge según los cambios de humedad.

La espora madura es de forma esférica o esferoidal y posee una pared de la cual se ha afirmado que contiene celulosa. En muchas especies esta pared está cubierta por un dibujo característico constituido por gránulos, espinas o costillas (fig. 3-3 A). Las esporas de los mixomicetes son muy resistentes e incluso se ha logrado que algunas de ellas germinaran hasta 60 años después de haber sido producidas. Con frecuencia la germinación de las esporas queda favorecida si la pared esporal se humedece previamente con soluciones diluidas de sales biliares. Sin embargo, las esporas de algunas especies germinan con mucha rapidez, en cosa de 15 min, sólo con colocarlas en agua destilada, liberando de una a ocho células desnudas de dos tipos: 1) células flageladas o nadadoras, y 2) mixamebas, carentes de flagelos. Las mixamebas pueden originar flagelos una vez transcurrido un cierto tiempo e, inversamente, las células nadadoras pueden perder los flagelos y convertirse en mixamebas. Así, los dos tipos de células desnudas son esencialmente parecidas, si se exceptúa lo que se refiere a ausencia o presencia de flagelos.

CELULAS NADADORAS Y MIXAMEBAS

La célula nadadora (fig. 3-3 B) es una célula con uno o dos flagelos en su parte anterior, capaz de realizar movimientos ameboides y de natación. Tiene una forma piriforme típica, aunque ésta puede variar durante el movimiento ameboides. En algunos casos puede verse también un falso flagelo; se trata de un delgado filamento del protoplasma que se forma cerca de la base del flagelo y se proyecta fuera del margen celular. Migra hacia la parte posterior y al final se desprende.

Cuando se establecen condiciones desfavorables, las mixamebas y las células nadadoras suelen enquistarse. Los quistes poseen una pared diferenciada y son más resistentes que las células desnudas de las cuales proceden. Cuando las condiciones vuelven a ser favorables, el quiste germina para formar una nueva mixameba o una célula nadadora.

Las células nadadoras y las mixamebas se alimentan de bacterias y de otras sustancias alimenticias, y las mixamebas pueden experimentar escisión. En algunas especies, dichas células fusionan dos a dos poco tiempo después de haber salido de la espora en germinación. En otras, la fusión puede quedar retardada un cierto tiempo. Las células nadadoras de algunos mixomicetes fusionan solamente cuando han perdido sus flagelos y han pasado a la forma ameboides. Sin embargo, en todos los casos estudiados, estas células, tanto las flageladas como las ameboides, acaban funcionando como gametos.

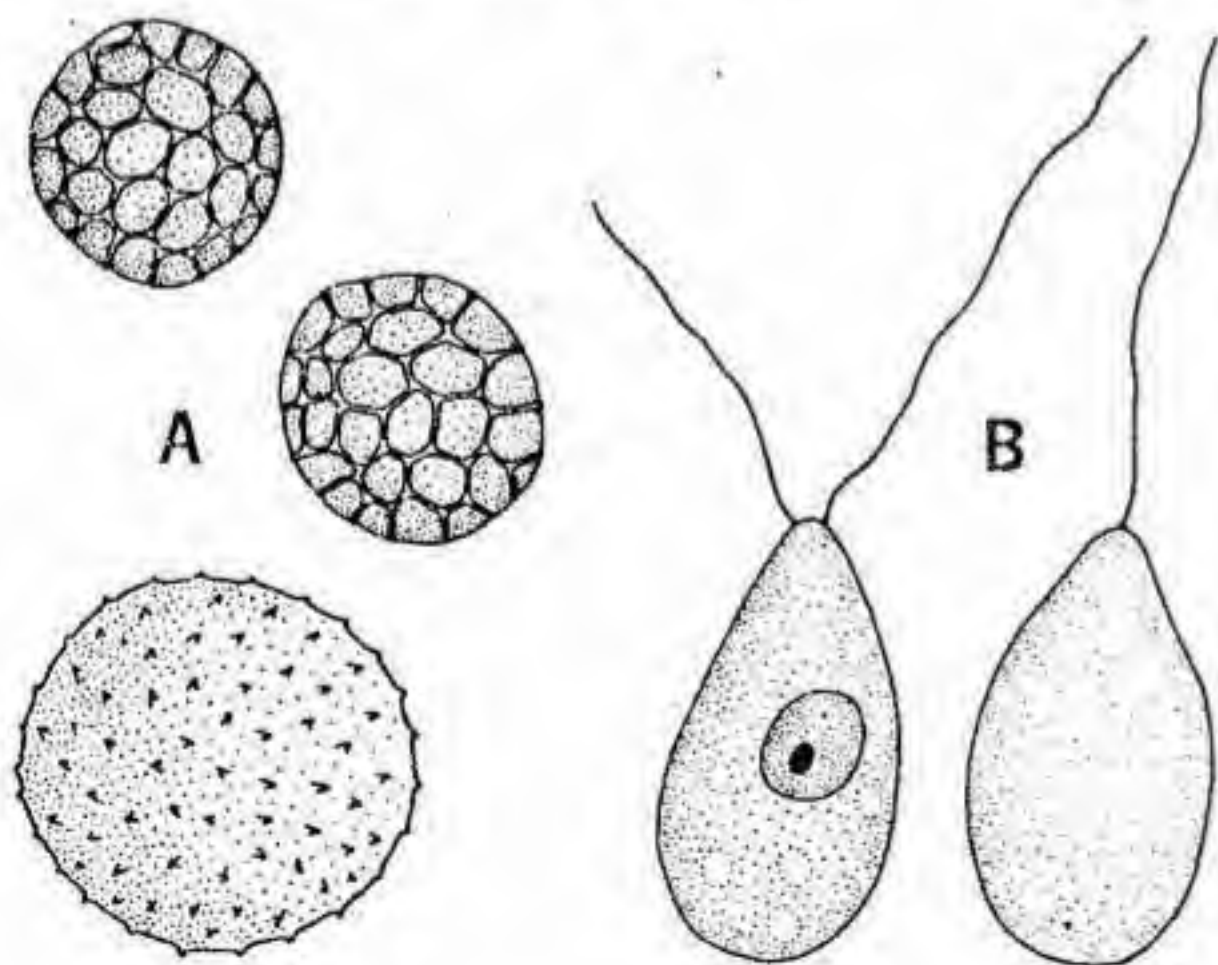


FIGURA 3-3 A, esporas de mixomicetes, x 1750; B, células nadadoras uniflageladas y biflageladas de *Fuligo septica*, x 2500.

Al principio, el cigoto puede ser ameboides o flagelado, según el tipo de los gametos que han realizado la fusión. Si es flagelado, los flagelos se desprenden pronto y el cigoto se vuelve ameboides. El núcleo del cigoto se divide por mitosis y a partir de él se origina un nuevo plasmodio. Las divisiones mitóticas de los núcleos que se encuentran en el interior del plasmodio se producen a intervalos regulares, de modo que todos los del plasmodio se dividen al mismo tiempo, es decir, sincrónicamente. En algunos casos, el tamaño del plasmodio aumenta gracias a la fusión con otros plasmodios; los cigotos también pueden fusionarse del mismo modo para formar pequeños plasmodios. En estos casos, sólo se produce una fusión citoplasmática. Es también posible que de un plasmodio se separe un fragmento, con lo cual se producen dos o más plasmodios.

El ciclo vital de *Physarum polycephalum*, un mixomicete típico, aparece en la figura 3-4.

LOS SEIS ORDENES DE LOS MIXOMICETES

ORDEN CERATIOMIXALES. Este orden comprende una sola familia y un solo género: *Ceratiomyxa*. *Ceratiomyxa fruticulosa*, la especie más frecuente, produce un extenso hipotalo, blanco y filamentosos, que sostiene numerosas esporas originadas en forma exógena sobre pedúnculos individuales (fig. 3-5 A-C). Cada una de las esporas de este grupo puede compararse directamente con los esporangios del resto de los mixomicetes. Las esporas de *Ceratiomyxa* germinan dando ocho esporas flageladas, mientras que las del resto de los mixomicetes solamente producen de una a cuatro.

ORDEN LICEALES. En este orden, las fructificaciones carecen de verdadero capicilio y no presentan depósitos calizos. Algunas de ellas poseen unos pocos restos filamentosos e irregulares del plasmodio, que reciben el nombre de pseudocapicilio. La mayoría de las esporas de este orden son pálidas (amarillas, oliváceas, etc.).

Los esporangios de *Dictydium* y de *Cribraria* (fig. 3-6 A-C) no poseen ni capicilio ni pseudocapicilio. Presentan un peridio constituido por una red de filamentos delicados. Poco a poco, las esporas atraviesan la criba constituida por los filamentos de esta especie de cesto.

Tubifera ferruginosa (fig. 3-6 D) produce grupos compactos de esporangios, en los cuales cada

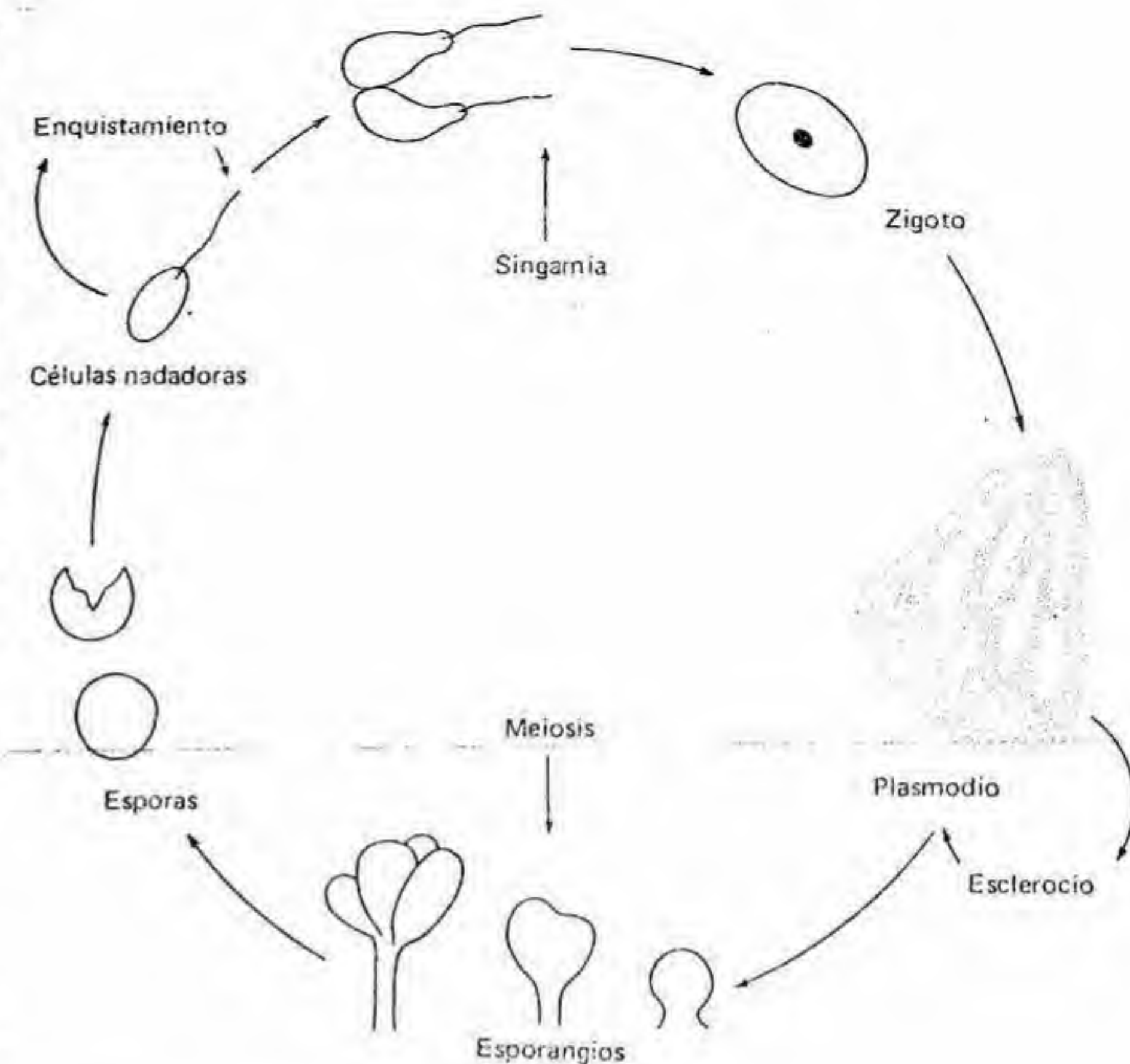


FIGURA 3-4 Ciclo vital de *Physarum polycephalum*.

uno de ellos está casi completamente soldado con los contiguos. Esta masa parece un etalio y se denomina pseudoetalio. Los etalios de *Lycogala epidendrum* (fig. 3-6 E) son parecidos por su aspecto y funcionalismo a los cuecos de lobo, pertenecientes a los basidiomicetes. Al llegar a la madurez, se forma una abertura irregular en la parte superior del peridio del etalio. El impacto de las gotas de lluvia sobre el peridio hace que las esporas sean expulsadas a través de la abertura.

ORDEN TRIQUIALES. Las fructificaciones de los triquiales están entre las de coloraciones más vivas de los mixomicetes. Las esporas son normalmente amarillentas o rosadas. La mayoría de los componentes de este orden producen esporangios o plasmodiocarpas con capiclios bien desarrollados. En algunos géneros —por ejemplo *Trichia* y *Hemitrichia* (fig. 3-7 A-C)— el capicilio está caracterizado por bandas espirales regulares. El de *Ar-*

cyría (fig. 3-7 D-F) posee dientes prominentes o espinas sobre los filamentos.

En muchas especies de triquiales, la parte superior del peridio se desprende cuando el esporangio alcanza la madurez. El capicilio se mantiene unido a la porción inferior del peridio, que tiene forma de capa. Los capiclios de algunos de los triquiales se despliegan considerablemente una vez roto el peridio.

ORDEN EQUINOSTELIALES. Un sólo género, *Echinostelium*, se coloca en este orden. Sus especies se caracterizan por sus plasmodios microscópicos, que no presentan venaciones y tienen aspecto ameboides; los movimientos de corriente interna son débiles e irregulares. Al llegar a la madurez, cada plasmodio produce un solo esporangio. La fructificación esporangiada carece de peridio y puede carecer también de capicilio. Las esporas son de coloraciones vivas y presentan las paredes irregularmente engrosadas.

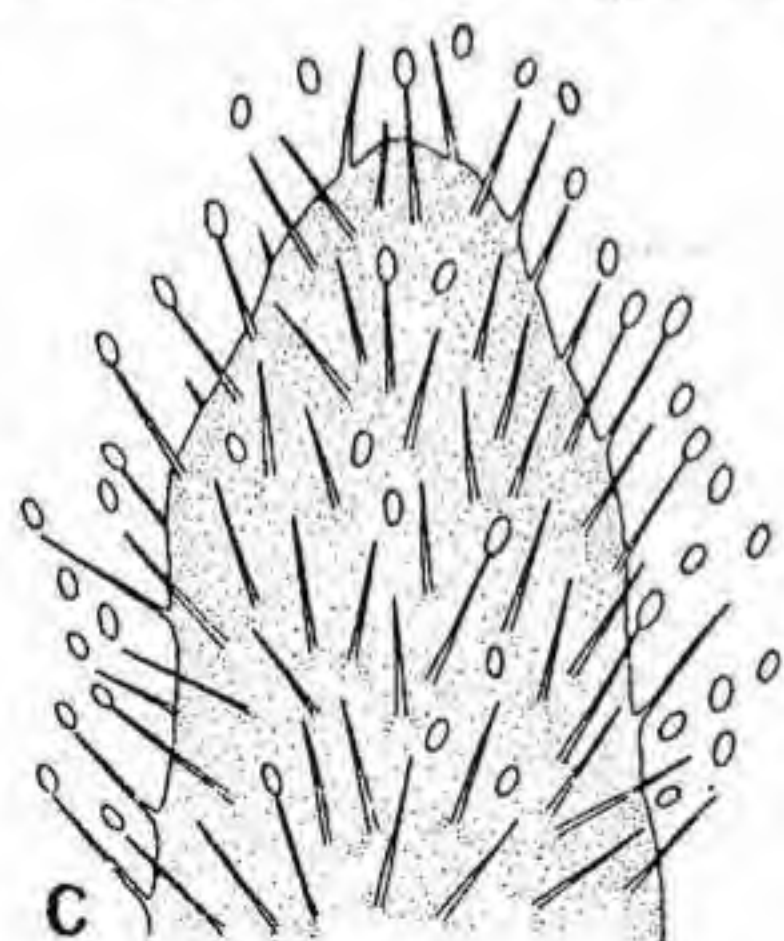
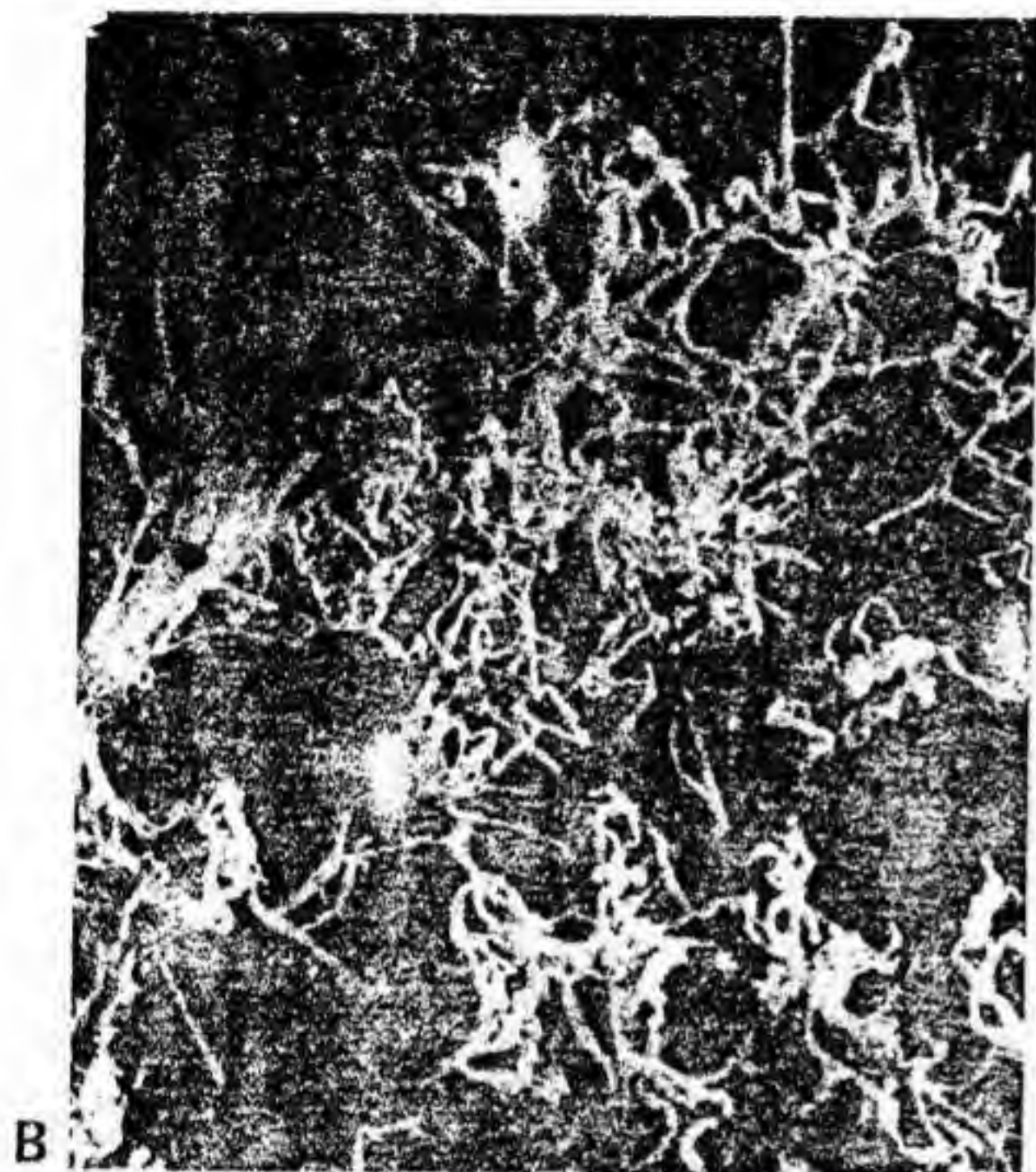
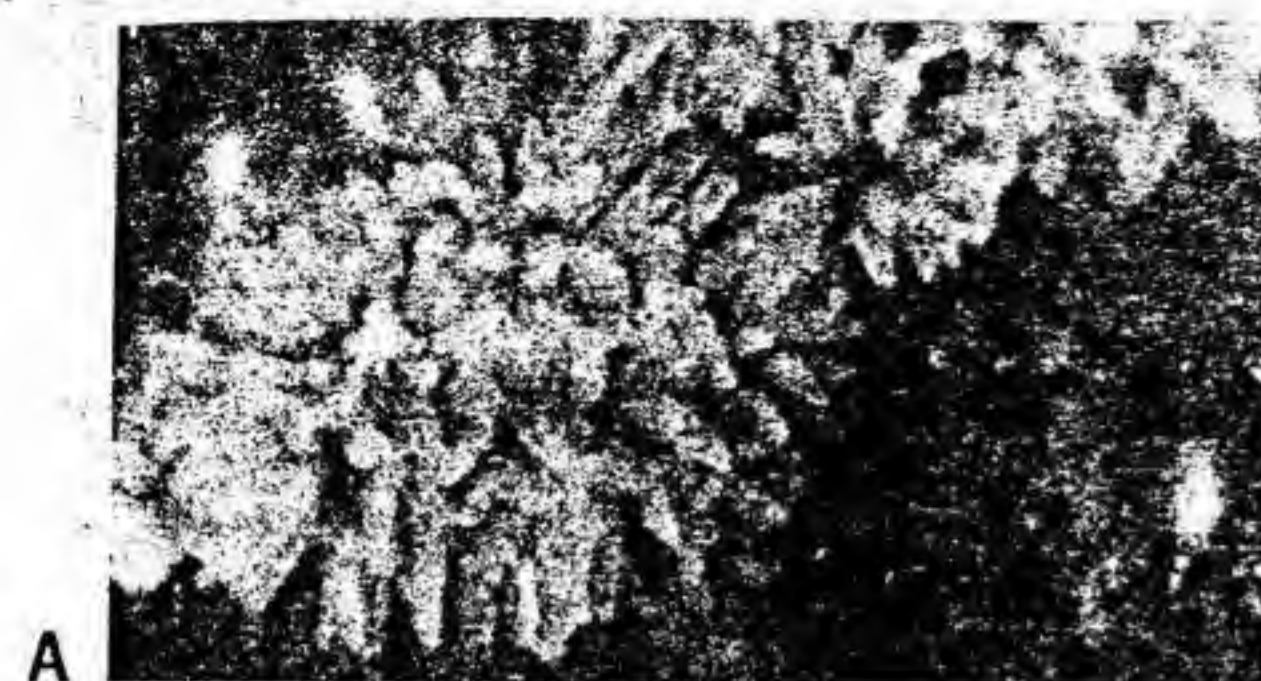


FIGURA 3-5 *Ceratiomyxa fruticulosa*: A, fase inicial del proceso de esporulación, x 12,5; B, fase madura de una forma ligeramente distinta, x 12,5; C, esquema del aspecto de una de las ramificaciones, mostrando el tipo de unión de las esporas, x 1330.

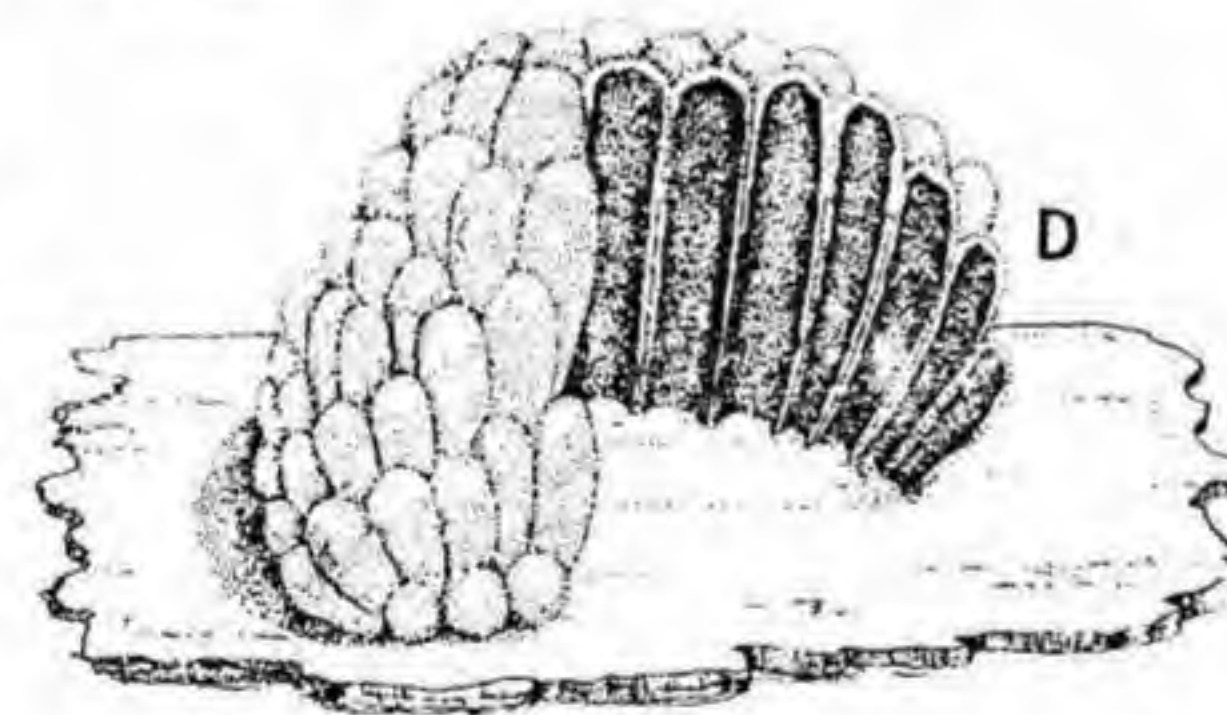
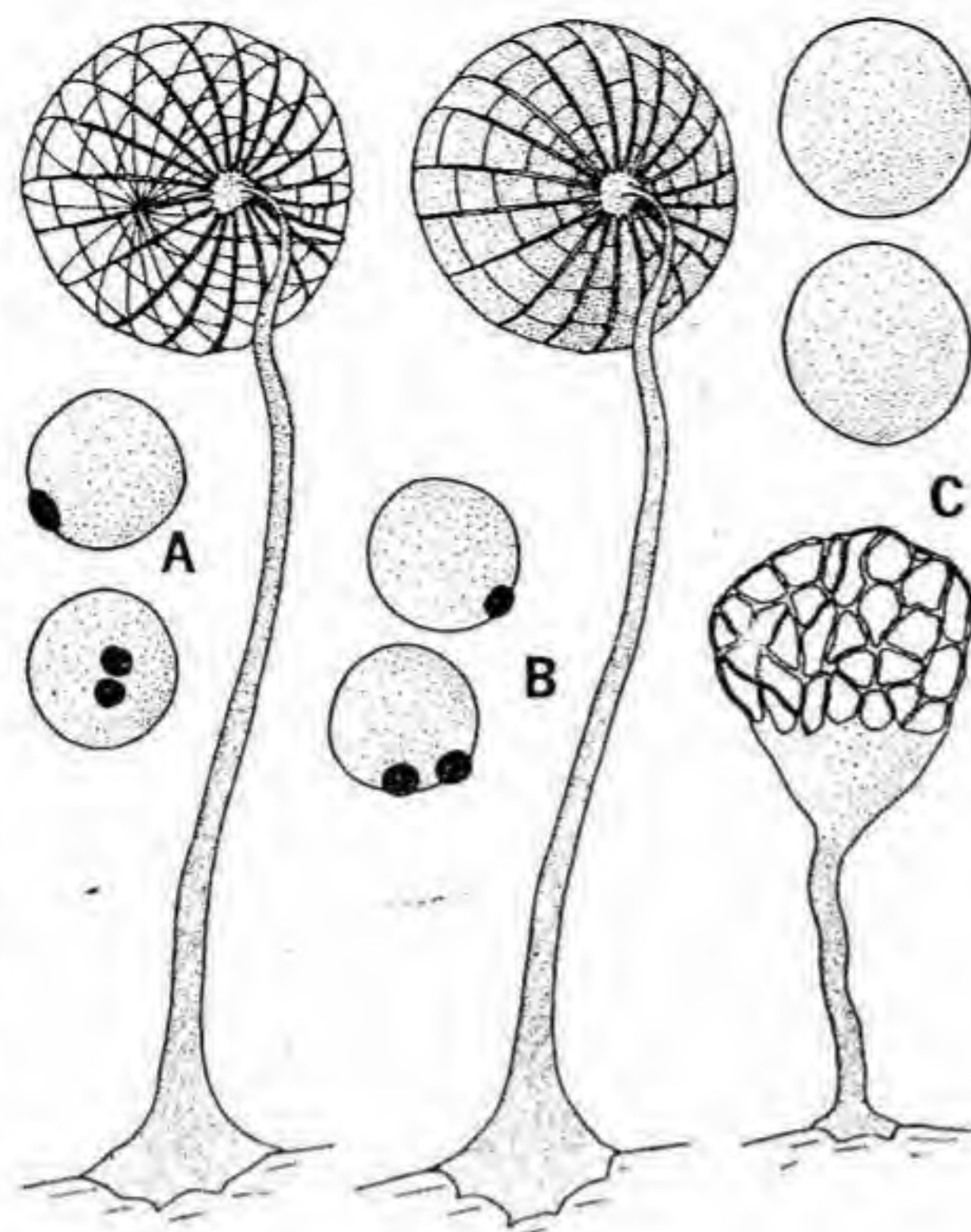


FIGURA 3-6 A, B, esporangios (x 30) y esporas (x 2800) de *Dictydium cancellatum*; C, esporangio (x 22) y esporas (x 2200) de *Cribaria*; D, esquema del aspecto de un pseudoetalio de *Tubifera ferruginosa*, mostrando un corte a su través, x 5; E, etalios de *Lycogala epidendrum*, x 6.

ORDEN ESTEMONITALES. *Stemonitis* y las formas más próximas producen esporas de color pardo oscuro a pardo violáceo. El esporangio es columelado y el capilicio parte de él formando ramificaciones. En los esporangios maduros de *Stemonitis* y de *Comatrachia* (fig. 3-8 A,B) falta el peridio, pero persiste y presenta una bella iridiscencia en *Lamproderma* (fig. 3-8 C) y en *Diachea*. Ni en el peridio ni en el capilicio se encuentran depósitos calizos, pero en el estipe de *Diachea* esta sustancia forma una gruesa capa.

ORDEN FISARALES. El orden más importante de los mixomicetes es el de los fisarales. Al igual que los estemonitales, sus representantes poseen esporas oscuras, pero tienen el peridio o el capilicio calcificados, o ambos a la vez. En *Physarum* (fig. 3-2 B, 3-9 A-C) el peridio presenta con frecuencia dos capas bien diferenciadas, una de ellas membranosa y la otra calcificada. El capilicio de *Physarum* está constituido por filamentos hialinos de gran finura reunidos entre sí por pequeños cuerpos calizos; los de *Badhamia* (fig. 3-9 D) poseen diminutos túbulos calcificados. En la mayoría de las formas incluidas aquí, el material calizo es amorfo, pero en *Didymium* y en géneros próximos es cristalino.

En las fisarales se encuentran fructificaciones de todos los tipos, es decir, esporangios, etalios y plasmodiocarpas. *Fuligo septica* (fig. 3-2 A), una especie muy conocida, produce etalios que alcanzan a veces 20 cm de diámetro.

CLASE ACRASOMICETES

Esta clase comprende un solo orden, el de los acrasiales. En años recientes, este pequeño pero interesante grupo ha sido objeto de intensos estudios. Los acrasiales se distinguen de los mixomicetes verdaderos por su fase asimiladora unicelular y ameboide, así como por otras características. El ciclo vital es parecido, en algunos aspectos, al de los mixobacteriales. Los acrasiales son frecuentes sobre ciertos tipos de suelo, sobre estiércol y otros hábitats en donde abundan los bacterios. La mayor parte de ellos son fáciles de cultivar en el laboratorio, en donde se les hace crecer juntamente con bacterios.

Las unidades asimiladoras, llamadas mixamebas o simplemente amebas, no pueden distinguirse sólo por su aspecto de las amebas pertenecientes a los protozoos. Se desplazan de una manera parecida y se alimentan por fagocitosis a expensas

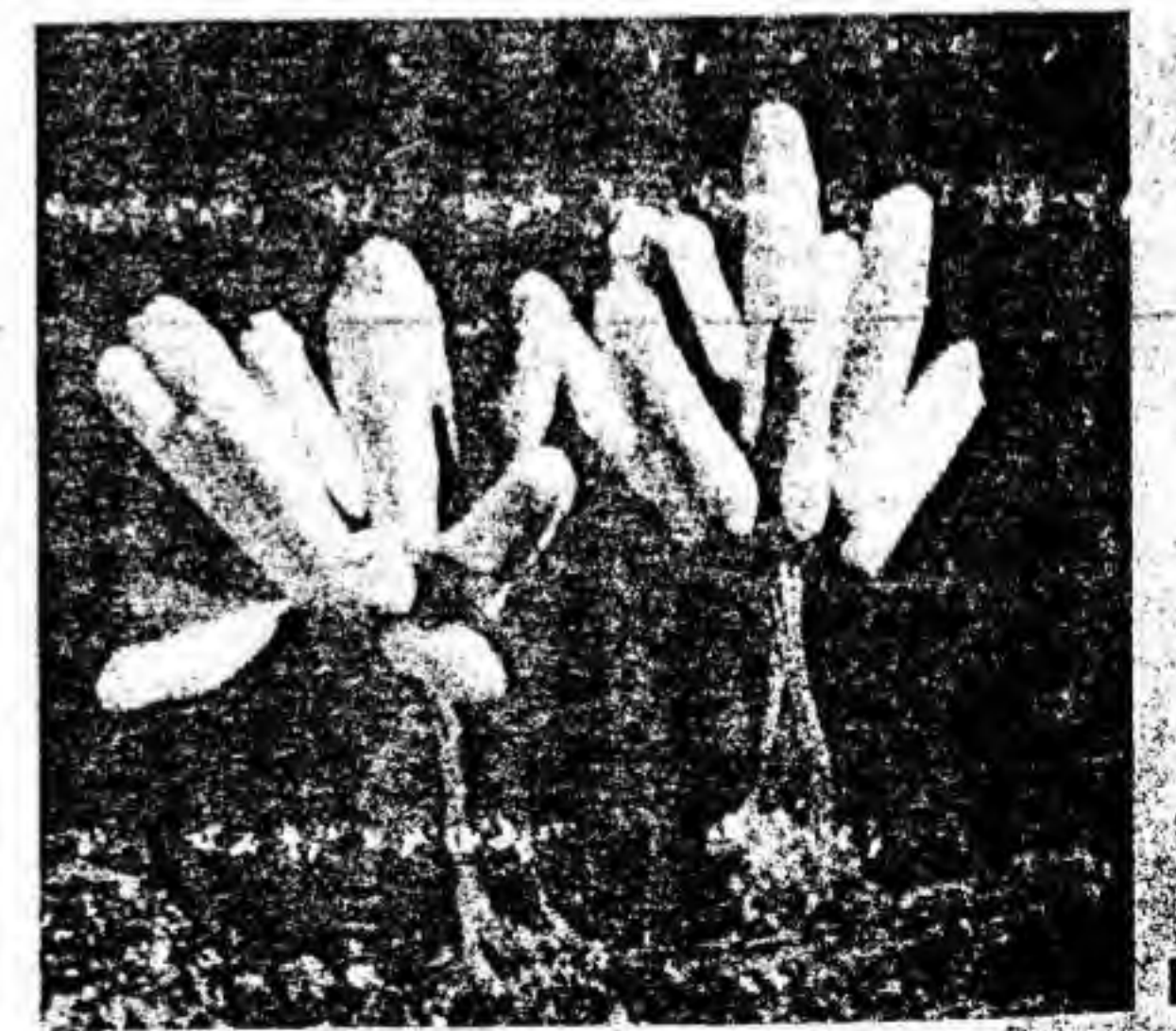
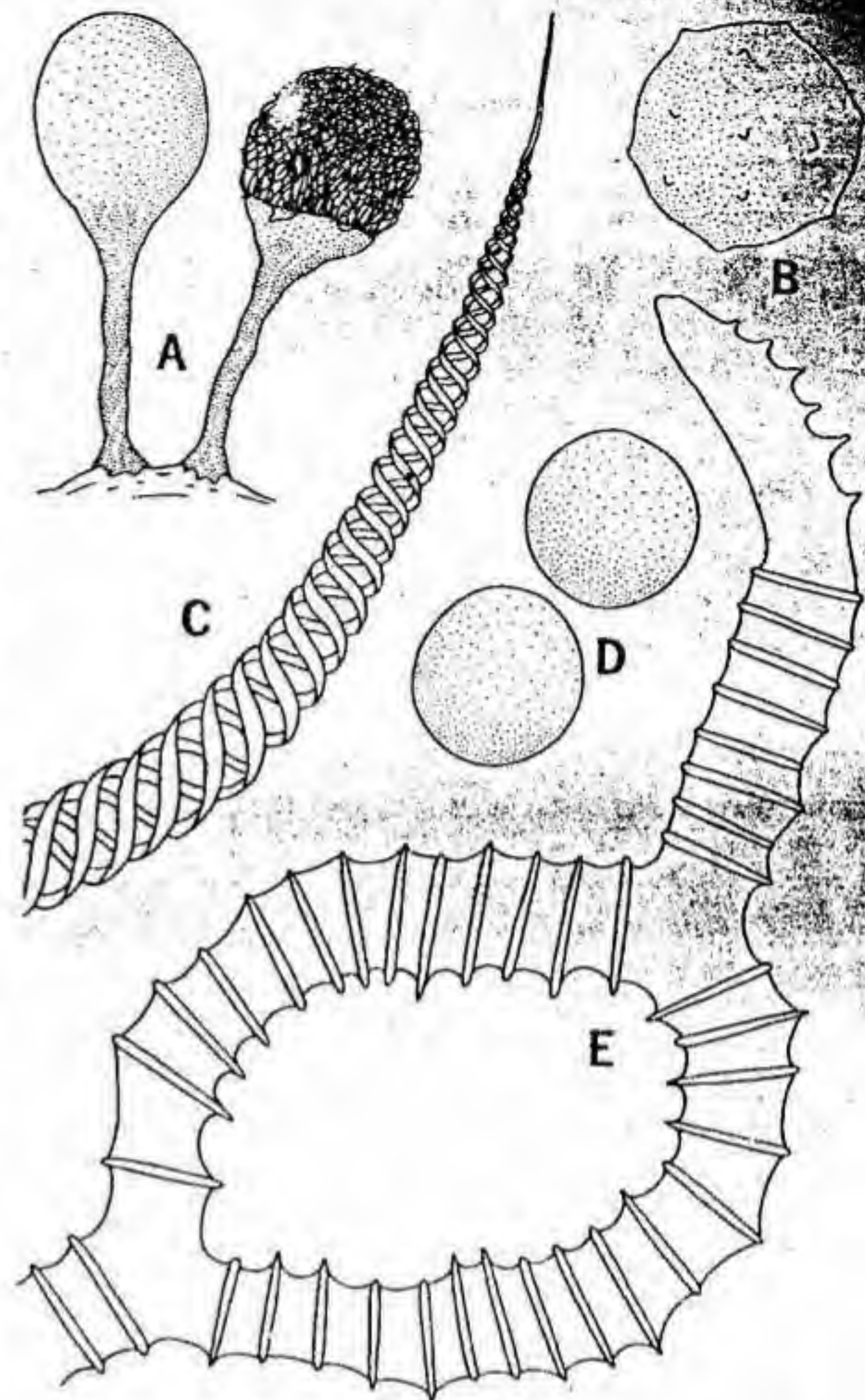


FIGURA 3-7 A-C, *Hemitrachia*: A, esporangios, x 22,5; B, esporas, x 1800; C, parte de un filamento del capilicio, x 1800; D-F, *Arcuria*: D, esporas, x 1800; E, parte de un filamento del capilicio, x 1800; F, esporangios, x 12.

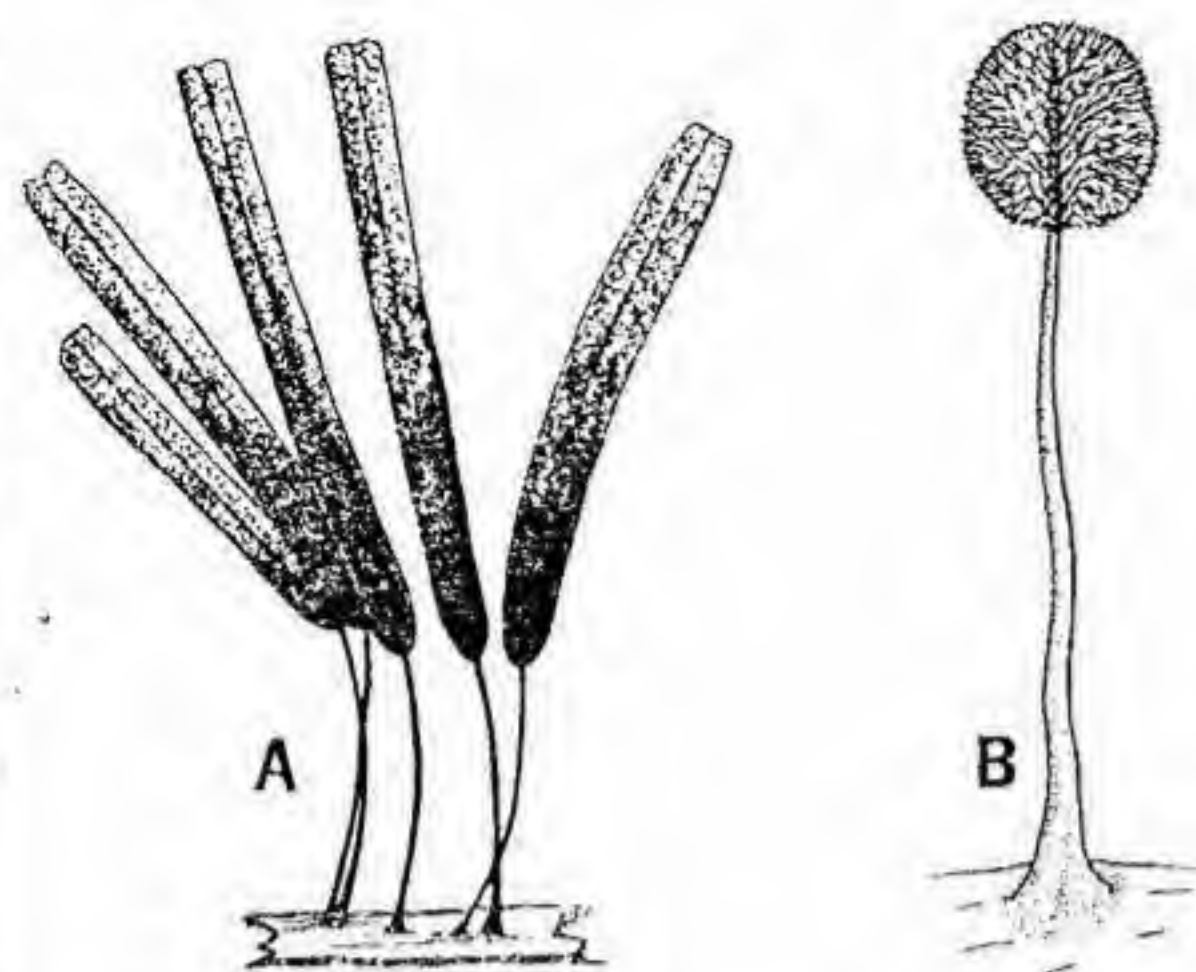


FIGURA 3-8 Esporangios de estemonitáceas. A, *Stemonitis*, x 8; B, *Comatricha*, x 13; C, *Lamproderma*, x 15.

de células bacterianas. En ciertas condiciones, gran número de estas mixamebas se juntan y producen una estructura común, el pseudoplasmodio. En algunas especies, el pseudoplasmodio constituye una unidad que migra y acaba formando un cuerpo fructífero.

El ciclo vital de *Dictyostelium discoideum*, el acrasiomicete estudiado con mayor profundidad, se describe a continuación y aparece esquematizado en la figura 3-10. Las amebas uninucleadas pertenecientes a esta especie se desplazan por encima del sustrato, alimentándose de células bacterianas y reproduciéndose por escisión. Durante este tiempo, cada una de las amebas actúa independientemente del resto. Esta fase asimiladora puede continuar indefinidamente si las condiciones ambientales son favorables y si no falta el alimento. El agotamiento de las reservas alimenticias, la disminución de la humedad, la sobresaturación de la población de amebas y otros factores influyen sobre la duración de esta fase.

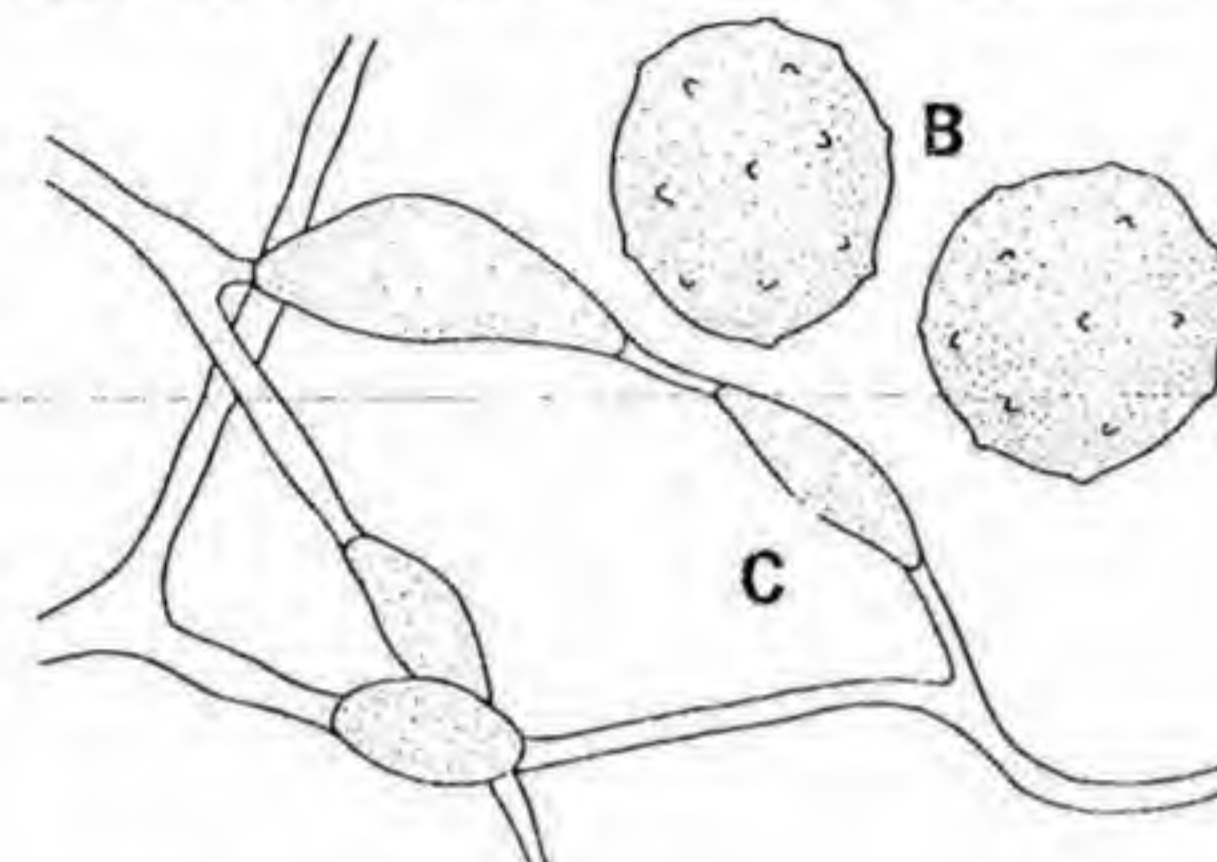


FIGURA 3-9 A-C, *Physarum*: A, esporangios de *Physarum leucopus*, x 30; B, esporas, x 1800; C, capillio, 875; D, esporangios de *Badhamia utricularis*, x 25.

Un período de interfase, que dura de cuatro a ocho horas, se intercala entre la fase asimiladora y el inicio de la agregación, la fase siguiente del desarrollo. Durante la interfase, las amebas cesan de alimentarse y experimentan un cierto número de cambios: disminución de su tamaño, desaparición de los vacúolos digestivos y aparición de ciertos gránulos en el citoplasma. Al iniciarse la agregación, las amebas se desplazan una hacia la otra, concentrándose y formando grupos confluyentes ramificados. Las amebas convergen hacia un punto central de concentración o centro de agregación (fig. 3-11 A), formando un solo amontonamiento.

El movimiento de las células hacia el centro de agregación se realiza en virtud de una respuesta quimiotáctica frente a sustancias denominadas acrasinas. Las acrasinas son segregadas por las amebas de todos los acrasiomicetes y su exacta composición química varía de una especie a otra. Las acrasinas que han sido identificadas son esteroideas, y es interesante observar que la respuesta quimiotáctica puede ser inducida con orina procedente de una mujer gestante. Sin duda alguna, esto es debido a la presencia de hormonas esteroideas —por ejemplo, progesterona, estradiol, etc.— en la orina.

La masa redondeada de amebas que se ha formado en torno al centro de agregación adquiere

re pronto una forma alargada típica —el pseudoplasmodio (fig. 3-11 B). El pseudoplasmodio cilindrocónico de *D. discoideum* migra, abandonando el punto de agregación. Aunque el pseudoplasmodio parezca ser una unidad multicelular, está en realidad compuesto por muchas mixamebas. Si se coloca el pseudoplasmodio en un poco de agua y se agita, las mixamebas se separan y recuperan su actividad independiente.

La migración puede durar varias horas después de la formación del pseudoplasmodio. En el transcurso de este movimiento de migración repante y lento se deposita una capa mucilaginosa detrás de la estructura que se desplaza. La parte anterior del pseudoplasmodio es sensible a la luz y al calor; responde positivamente a ambos factores y determina la dirección de la migración. El pseudoplasmodio puede desplazarse con su eje longitudinal paralelo al sustrato, con el cuerpo arqueado y sólo una parte de él en contacto con el sustrato o bien en posición erecta sobre la parte posterior. Mediante experimentos de amputación se ha demostrado que las células de las distintas regiones de esta estructura están destinadas a formar al final porciones específicas del cuerpo fructífero. Si algunas células del pseudoplasmodio se separan del resto, el cuerpo fructífero que se formará presentará una forma anormal, y su anomalía dependerá de la porción

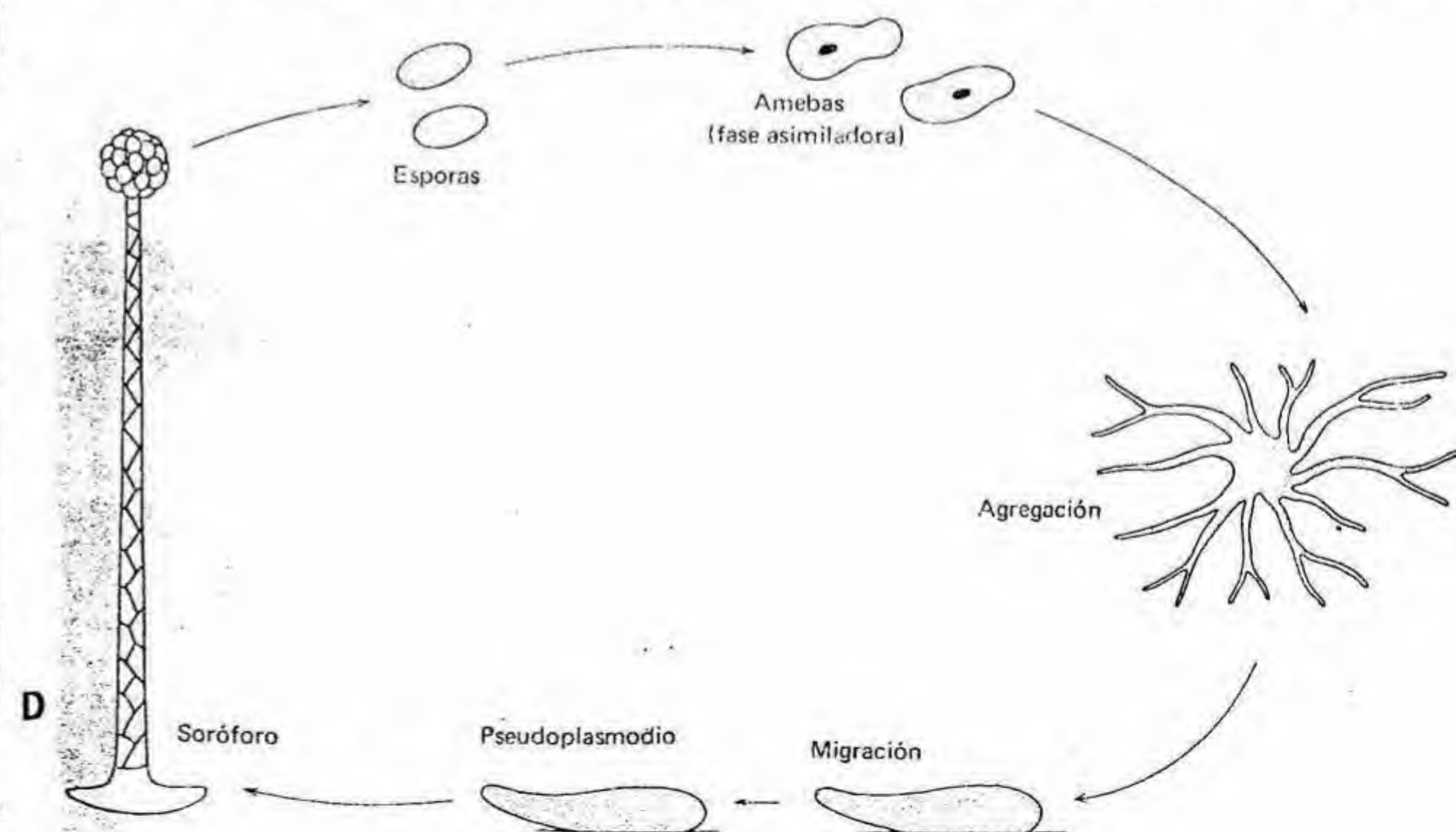
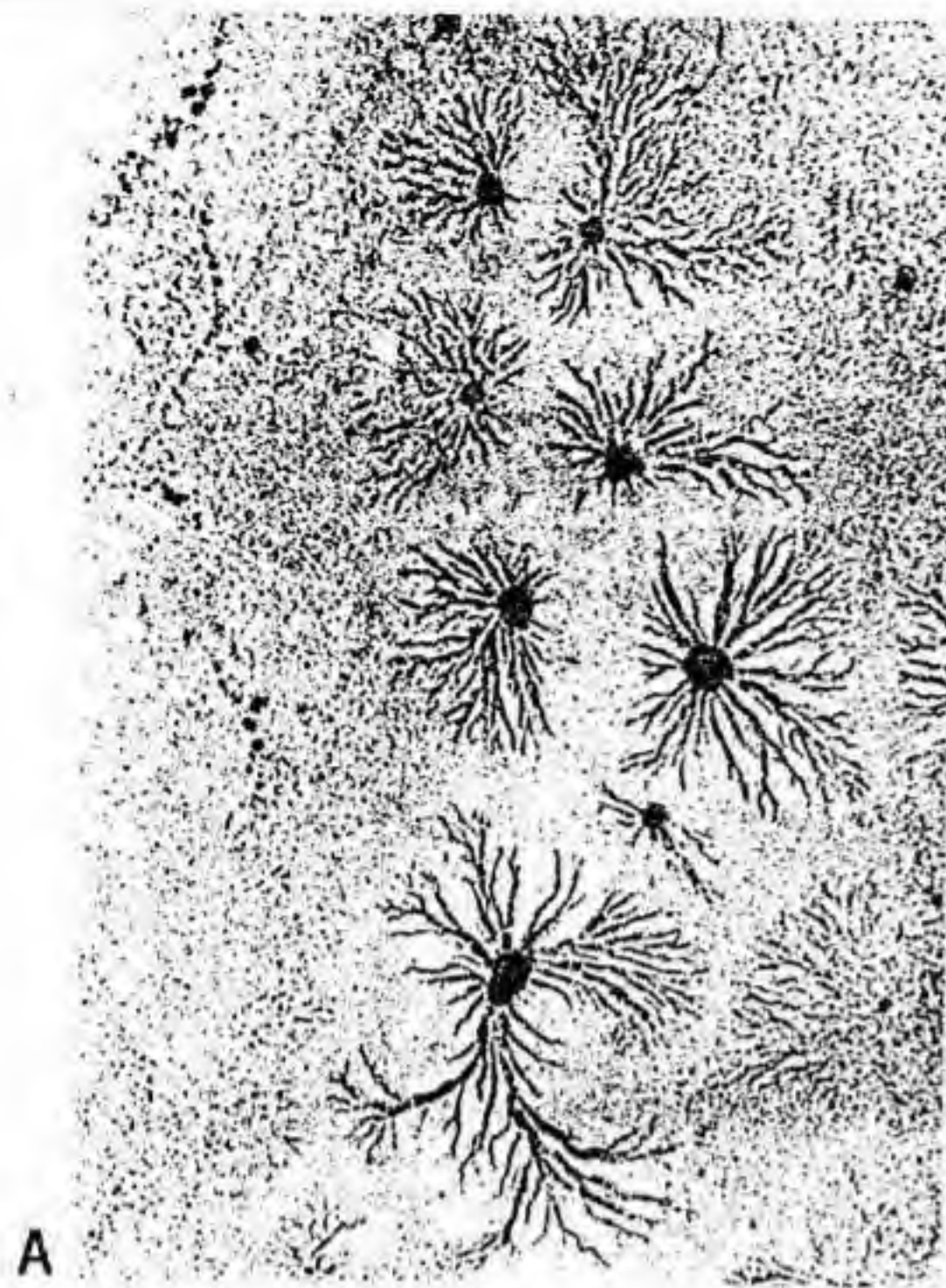


FIGURA 3-10 Ciclo vital de *Dictyostelium discoideum*.



A



B

FIGURA 3-11 *Dictyostelium discoideum*: A, agregación, X 5; B, pseudoplasmodio durante la migración, X 50. (Fotografías de K. B. Raper, cortesía de J. T. Bonner, de *The Cellular Slime Molds*, con permiso de la Princeton University Press, copyright © 1959.)

del pseudoplasmodio que le ha sido amputada. La longitud del período de migración depende de las condiciones del medio, especialmente de la humedad. Puede durar de 10 a 20 días si el pseudoplasmodio se mantiene en un medio muy húmedo. Si los cultivos se exponen a condiciones desecantes, pronto se inicia la fase siguiente del ciclo vital. La longitud del período de migración tiene una influencia directa sobre la forma del cuerpo fructífero en diversas especies de *Dictyostelium*: cuanto más largo es el período de migración, mayor es la longitud del pedúnculo de la estructura fructífera.

Después de la migración, el pseudoplasmodio de *D. discoideum* cesa su reptación, se contrae un poco en longitud y toma una posición erecta (fig. 3-12). Dentro del pseudoplasmodio se forma un cilindro celulósico que constituirá el pedúnculo de la fructificación. Las células del interior del cilindro segregan a su alrededor paredes resistentes. A medida que el pedúnculo se va alargando, el resto del pseudoplasmodio migra hacia arriba apoyándose sobre la parte externa del pedúnculo. Una vez en lo alto del pedúnculo ya formado, o soróforo, las restantes células producen una masa globulosa. Cada una de las amebas de esta masa segrega una membrana a su alrededor, produciendo una estructura cistiforme denominada espora. La masa esférica de esporas se denomina soro y, junto con el soróforo, constituye el cuerpo fructífero o sorocarpio (fig. 3-13). Las esporas no son comparables a las de los mixomicetes, puesto que cada una de ellas está formada por una sola célula ameboide y no por la división de un gran protoplasto. En el momento de la germinación, cada espora libera una mixameba única. Así, en este caso, la producción de esporas no produce ningún aumento potencial en el número de individuos que es característico de los mixomicetes.

Se ha citado como propio de este grupo un tipo de reproducción sexual mediante fusión de amebas. Esto ha sido negado por algunos investigadores, aunque las pruebas genéticas de que se dispone apoyan la idea de que debe existir reproducción sexual. Se conocen cepas de *D. discoideum* tanto haploides, como diploides. Además, se ha observado recombinación genética siguiendo a la haploidización de una cepa diploide.

CLASE LABIRINTULOMICETES

Se incluye en la clase labirintulomicetes un solo orden, el de las labirintulales, aproximada-

mente con una docena de especies reunidas en dos géneros. Todos ellos son acuáticos y se conocen tanto especies de agua dulce como especies marinas. Ninguna de las especies ha sido suficientemente estudiada como para permitir establecer su ciclo vital completo. Existe también desacuerdo en lo que respecta a algunos aspectos estructurales de este grupo.

La fase asimiladora está formada en *Labyrinthula* por células uninucleadas desnudas. Cada

una de estas células fusiformes u ovals segrega un filamento mucoso por cada uno de sus extremos (fig. 3-14 A, B) y los filamentos de las células adyacentes se fusionan entre sí formando una fina red. Las células reptan por encima de esta red, segregando nuevos filamentos al llegar al margen. La red de filamentos, junto con las células reptantes, se denomina plasmodio reticular. No se parece ni a los plasmodios de los mixomicetes ni a los pseudoplasmodios de los acrasiales.

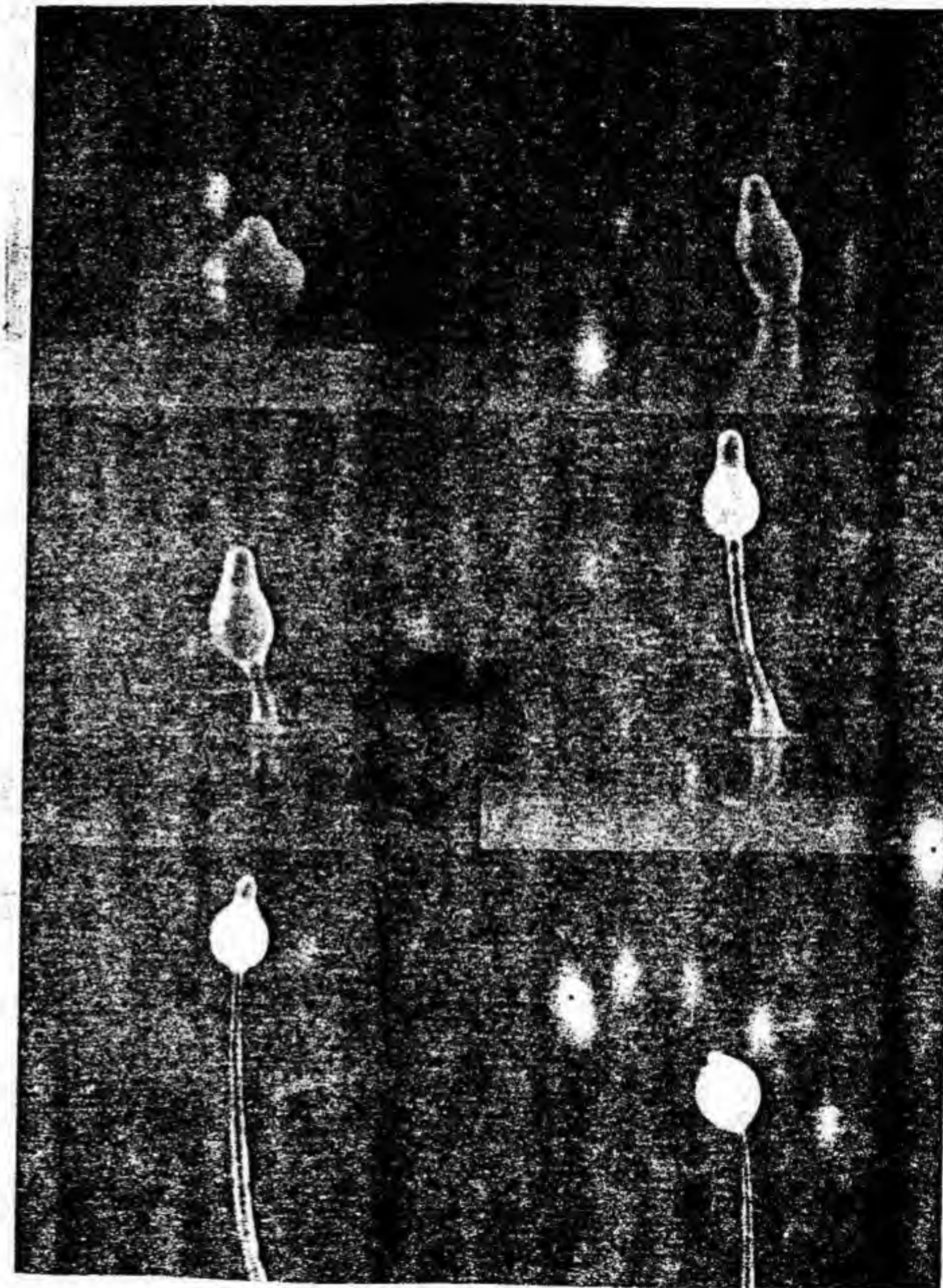


FIGURA 3-12 Terminación de la migración, y desarrollo de un sorocarpio en *Dictyostelium discoideum*, X 40. (Fotografía cortesía de J. T. Bonner de *The Cellular Slime Molds*, con permiso de la Princeton University Press, copyright © 1959.)

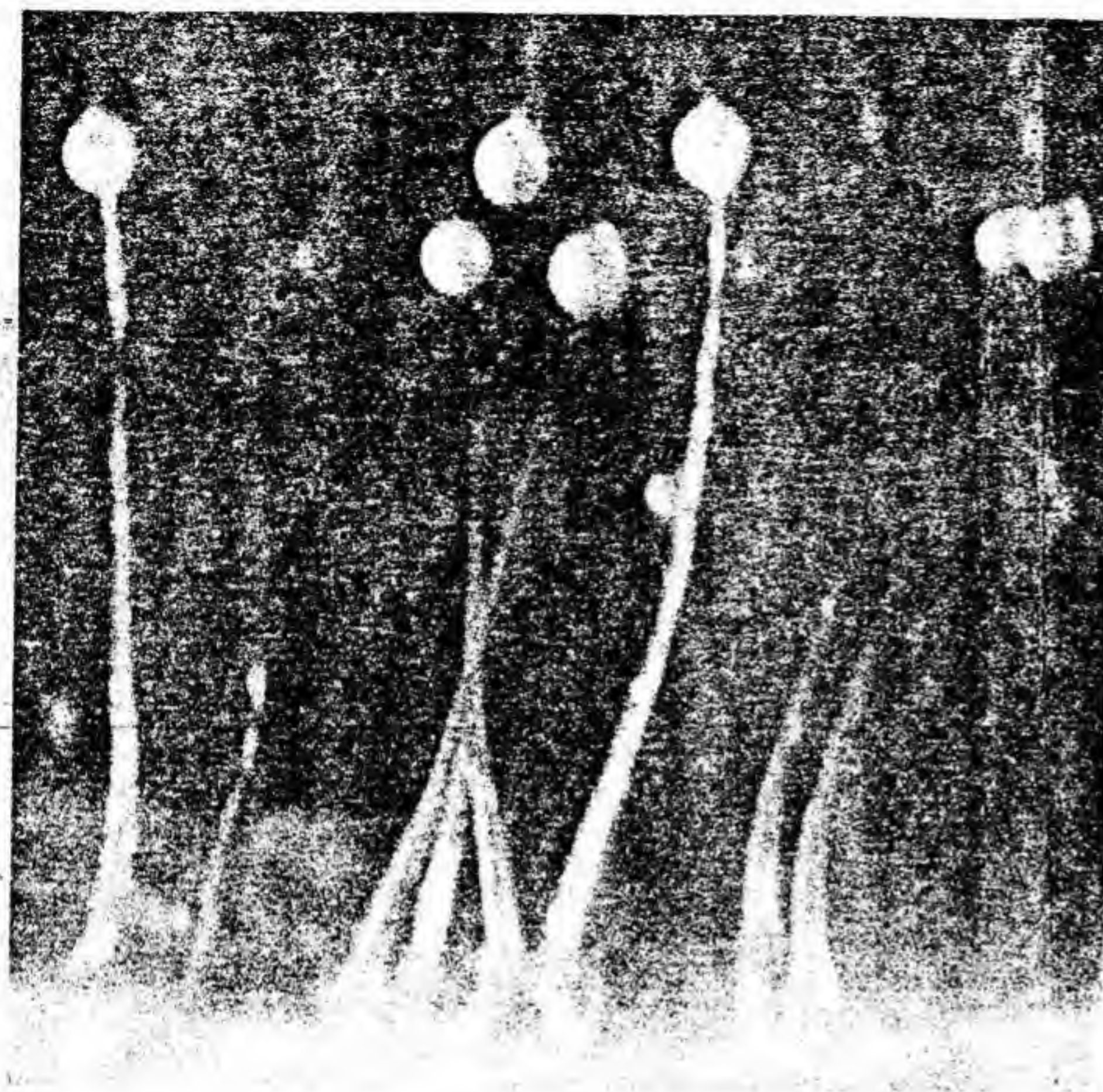


FIGURA 3-13 Soróforos y soros maduros de *Dictyostelium discoideum*, x 40. (Fotografía cortesía de J. T. Bonner, de *The Cellular Slime Molds*, con permiso de la Princeton University Press, copyright © 1959.)

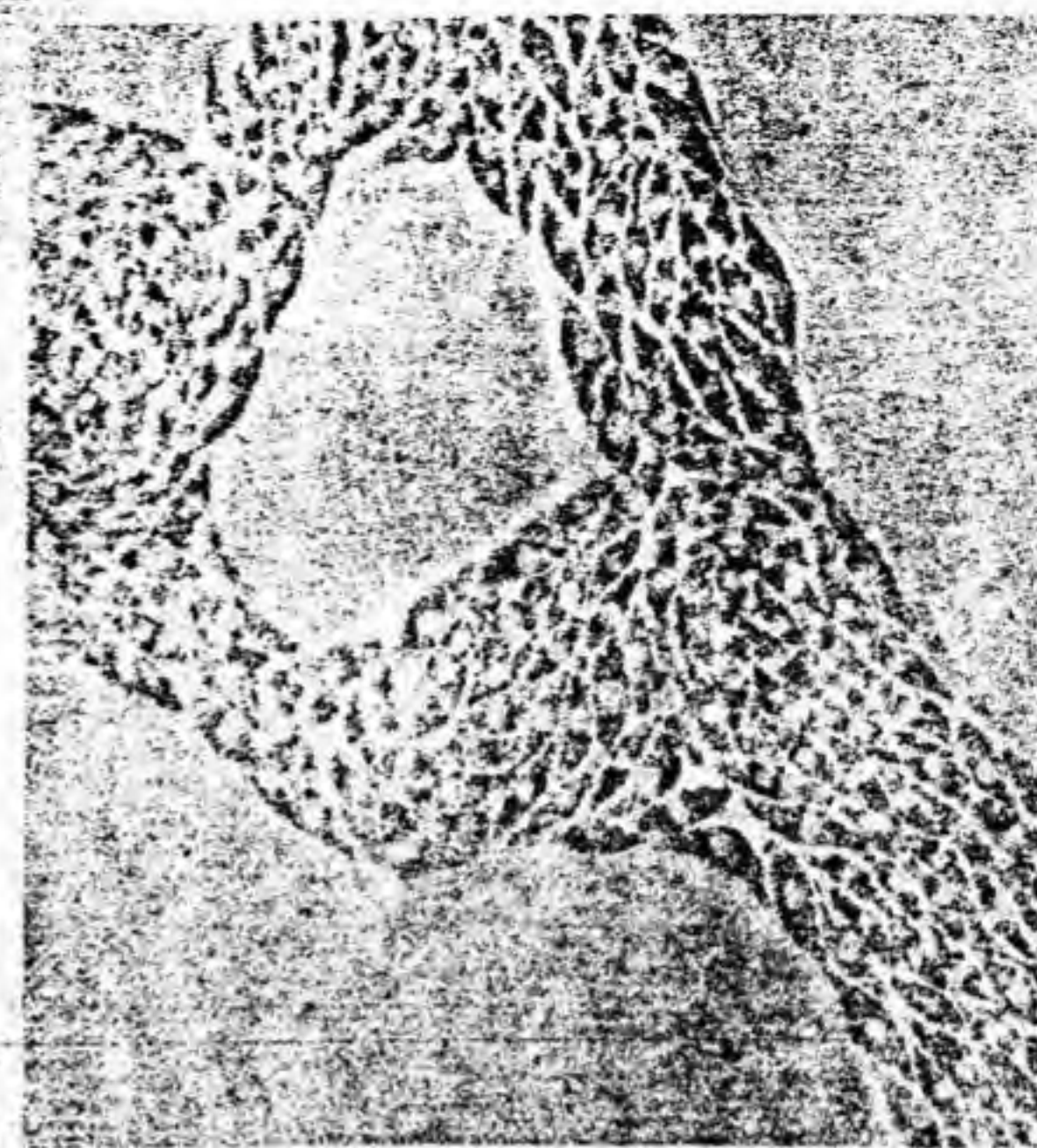
Las células pueden dividirse de forma mitótica para formar dos o cuatro células. En *Labyrinthula macrocystis*, se ha observado que las células fusiformes se amontonan y forman un soro revestido por una membrana. No se ha estudiado el desarrollo interior del soro, pero se sabe que al final se liberan estructuras con aspecto de spora. Cada una de estas esporas origina una sola célula fusiforme al llegar el momento de la germinación. En una especie de *Labyrinthula* se han encontrado zoósporas biflageladas y en otra se han hallado estructuras multinucleadas que posiblemente representan algún tipo de plasmodio verdadero.

Se admiten actualmente dos géneros de labirintulales: *Labyrinthula* y *Labyrinthoriza*. En *Labyrinthula*, el retículo filamentoso no está vivo y las células no son fagotróficas. Todas las especies de este género son marinas; *L. macrocystis* causa una importante enfermedad en el alga *Macrocystis*. *Labyrinthoriza* es un género de agua dulce que presenta una red viviente de prolongaciones

y las células pueden ingerir alimento por fagocitosis. Si las diferencias atribuidas a ambos géneros son correctas, es dudoso que estén relacionados de cerca.

RELACIONES ENTRE LOS MIXOMICETES

MIXOMICETES. Las relaciones de este grupo han sido durante tiempo objeto de debate. El gran micólogo alemán deBary los consideró como sin relación con los hongos verdaderos y los situó en un grupo, el de los micetozoos, que incluyó entre los protozoos. Aunque muchos micólogos han aceptado este punto de vista, otros —entre los cuales G. W. Martin, una de las autoridades más representativas de la actualidad— han considerado que los mixomicetes están relacionados con los hongos verdaderos. Todos los mixomicetes se clasificaron en varios órdenes fúngicos sin



A



B

FIGURA 3-14 *Labyrinthula vitellina*: A, masa plasmodioides de células, x 300; B, células y filamentos, x 100. (Fotografías con contraste de fase cedidas por S. W. Watson, de "*Labyrinthula minuta* sp. nov." de S. W. Watson y K. B. Raper, *Journal of General Microbiology*, vol. 17, 1957, con permiso de la Cambridge University Press.)

preocuparse antes de conocer su fase asimiladora de tipo animal. Una ojeada a la sinonimia de algunas especies nos permite ver nombres de géneros tan diversos como *Mucor* y *Lycoperdon*, propios de los hongos verdaderos.

Ciertamente, el plasmodio ameboidal presenta algunas características animales; por ejemplo, ausencia de membranas rígidas, alimentación por fagocitosis y movimiento ameboidal. Las estructuras reproductoras no se parecen en nada a las de los protozoos, sino que recuerdan las de algunos hongos. Asimismo, no todos los hongos verdaderos poseen paredes rígidas. Unos pocos ficomicetes carecen de pared celular durante una parte de su fase asimiladora o durante su totalidad, y algunos de ellos son capaces de presentar un movimiento ameboidal (véase cap. 4). La rápida corriente interna del citoplasma dentro del retículo plasmodial se encuentra también en muchos hongos verdaderos de hifas cenocíticas. Aunque el conocimiento que se tiene de los mixomicetes es insuficiente para situar el grupo con certeza, pueden encontrarse tantas razones para situarlos junto con los hongos como para hacerlo junto con los protozoos.

ACRASIOMICETES. Los acrasiales se agrupaban, al principio, junto con los mixomicetes antes de que se hubiera puesto en claro la verdadera constitución de su pseudoplasmodio. Primeramente, se pensó que esta estructura era un plasmodio verdadero, formado por la unión de mixamebas. La fase de mixameba parece indicarnos con fuerza la existencia de una relación con los protozoos ameboidales. En el grado de conocimiento actual, su ciclo vital comporta un notable parecido con el de los mixobacteriales; pero, obviamente, los acrasiales no poseen ninguna relación próxima con estas últimas formas y el parecido debe ser atribuible a convergencia evolutiva.

LABIRINTULOMICETES. Las labirintulales se conocen tan incompletamente que no se puede decir mucho sobre sus posibles relaciones con otros grupos. Parece ser que constituyen un grupo distinto, tanto del de los acrasiales como del de los mixomicetes verdaderos. Sin embargo, el resultado de nuevos estudios puede revelarnos pruebas que los relacionen con uno de estos grupos.

- Alexopolous, C. J., "Gross Morphology of the Plasmodium and Its Possible Significance in the Relationships among the Myxomycetes". *Mycologia*, 52: 1-20 (1960).
- "The Myxomycetes, II". *Bot. Rev.*, 29: 1-78 (1963).
- Daniel, J. W., Kelly, J. y Rusch, H. P., "Hematin Requiring Plasmodial Myxomycetes". *J. Bact.*, 84: 1104-1110 (1962).
- Guttes, E., Guttes, S. y Rusch, H. P., "Morphological Observations on Growth and Development of *Physarum polycephalum* Grown in Pure Culture". *Devel. Biol.*, 3: 588-614 (1961).
- Hagelstein, R., *The Mycetozoa of North America, Based upon the Specimens in the New York Botanical Garden*. Mineola, N. Y.: Editado por el autor (1944).
- Koevenig, J. L., "Studies on the Life Cycle of *Physarum gyrosum* and Other Myxomycetes". *Mycologia*, 56: 170-184 (1964).
- Lister, A., *A Monograph of the Mycetozoa*, 3.^a ed. (Revisado por G. Lister). Londres: Museo Británico (1925).
- Martin, G. W., "The Myxomycetes". *Bot. Rev.*, 6: 356-388 (1940).
- "Fungi, Myxomycetes". *North American Flora*, 1(i): 1-151, con bibliografía, págs. 153-178, por H. W. Rickett, e índice págs. 179-190, por G. M. Miller (1949).
- Ross, I. K., "Syngamy and Plasmodium Formation in the Myxogastres". *Am. J. Bot.*, 44: 843-850 (1957).
- "Pure Cultures of Some Myxomycetes". *Bull. Torrey Bot. Club*, 91: 23-31 (1964).
- Wilson, C. L. y Ross, I. K., "Meiosis in the Myxomycetes". *Am. J. Bot.*, 42: 743-749 (1957).

BIBLIOGRAFIA SOBRE ACRASIOMICETES Y LABIRINTULOMICETES

- Bonner, J. R., *The Cellular Slime Molds*. Princeton, N. J.: Princeton University Press (1959).
- Chadefaud, M. en Chadefaud, M. y Emberger, L., *Traité de Botanique Systématique*. Vol. I. París: Masson et Cie (1960).
- Raper, K. B., "Isolation, Cultivation, and Conservation of Simple Slime Molds". *Quart. Rev. Biol.*, 26: 169-190 (1951).
- Watson, S. W. y Raper, K. B., "*Labyrinthula minuta* sp. nov". *J. Gen. Microbiol.*, 17: 368-377 (1957).
- Young, E. L., "Studies on *Labyrinthula*. The Etiologic Agent of the Wasting Disease of Eel Grass". *Am. J. Bot.*, 30: 586-593 (1943).

4

DIVISIÓN EUMICETES

Co X.

Los hongos verdaderos o eumicetes se diferencian de los mixomicetes por un cierto número de importantes características. Algunos hongos verdaderos poseen fases asimiladoras unicelulares y uninucleadas, pero la mayor parte de ellos tienen organización filamentosa. En cada caso, existe en la mayor parte de las especies una pared celular rígida; sin embargo, unos pocos hongos verdaderos carecen de paredes rígidas durante las primeras fases de su desarrollo o durante la mayor parte de su ciclo vital. En los hongos verdaderos, el talo puede absorber solamente sustancias nutritivas en estado disuelto; no puede ingerir alimentos por fagocitosis, como hacían los plasmodios. Al igual que en los bacterios, los hongos producen exoenzimas capaces de digerir diversas sustancias del medio ambiente. Los productos de lisis resultantes pueden ser absorbidos por los hongos.

Todos los eumicetes son heterótrofos; en su mayoría son saprofíticos, aunque algunas especies son parásitos del hombre, de otros animales o de plantas. Muchas de las especies no patógenas gozan de distribución cosmopolita, mientras que otras están restringidas a zonas templadas o tropicales. Se encuentran sobre restos vegetales o animales de todos los tipos y en la mayor parte de medios ambientes. En este grupo no son raras las asociaciones simbióticas con plantas o animales.

Se ha estimado que el número de hongos verdaderos supera las 200 000 especies, y aún en la actualidad se describen cada año de 1000 a 2000 especies nuevas. Aunque se han descrito más de 9000 géneros, sólo la mitad de este número corresponde a los actualmente válidos. Este grupo es suficientemente amplio y heterogéneo para presentar extraordinarios problemas de clasificación. No se dispone

actualmente de ningún sistema de clasificación completamente aceptable que cubra la totalidad del grupo.

CLASE FICOMICETES

La clase ficomicetes comprende los hongos que se consideran como más primitivos entre los hongos verdaderos. Poseen una estructura relativamente simple y muchos de ellos pueden presentar fases reproductoras flageladas. Los ficomicetes se encuentran tanto en hábitats acuáticos como terrestres, viviendo como parásitos o como saprobios. Algunos de ellos parasitan pequeños animales, hongos, algas u otras plantas; otros forman asociaciones simbióticas con plantas o animales. En su mayoría son saprobios y crecen sobre restos muertos de origen vegetal o animal.

El talo de los ficomicetes más sencillos es de forma globulosa u ovoide y uninucleado. Puede carecer de membrana rígida durante las primeras fases de su desarrollo, aunque posee una durante la madurez. La totalidad del protoplasma de dicho talo acaba convirtiéndose en una o más células reproductoras. Los hongos con este tipo de desarrollo se dice que son **holocárpicos**. Si el talo tiene porciones asimiladoras (somáticas) y porciones reproductoras, se denomina **eucárpico**. En los que producen filamentos —es decir **hifas**— es típico que falten los septos. En algunas especies se encuentran falsos septos, que crecen desde la periferia hacia el interior, separando de forma incompleta diversas porciones de las hifas; en estos casos, las estructuras reproductoras se hallan siempre separadas del resto del talo mediante septos completos. Las paredes rígidas de los ficomicetes contienen quitina, celulosa o, en algunas especies, ambas sustancias.

Algunas formas eucárpicas sencillas están constituidas por una porción globulosa, el **quiste**, junto con unos filamentos **enucleados** denominados **rizoide**s. Estos últimos fijan el talo y absorben sustancias a partir del hospedante o del sustrato. Algunos de los parásitos de plantas vasculares de desarrollo más complejo producen estructuras especializadas en la absorción, los **haustorios**, que penetran en las células del hospedante.

REPRODUCCION ASEXUAL

En la mayoría de los ficomicetes, la reproducción asexual se realiza mediante esporan-

giósporas. Dichas esporangiósporas se denominan **planósporas** si son móviles y **aplanósporas** si no lo son. Las planósporas son desnudas, uninucleadas en la mayoría de los casos y no crecen ni se dividen por escisión como ocurría con las mixamebas de los mixomicetes; las aplanósporas poseen uno o más núcleos y están dotadas de paredes rígidas. Durante la formación de las esporangiósporas, se produce una división progresiva por medio de fisuras del protoplasma del esporangio y los fragmentos de protoplasma así individualizados se convierten en esporas.

Las planósporas, denominadas con frecuencia **zoósporas**, tienen importancia para la determinación de las relaciones entre los grupos de hongos. Se considera que las especies que producen esporas móviles corresponden a los hongos más primitivos. La separación de este grupo en los diversos taxones está basada en el número, tipo y posición de los flagelos en la zoóspora. Aunque normalmente las zoósporas fúngicas se desplazan mediante movimiento flagelar, en su mayoría son capaces de realizar movimiento ameboide.

Si la zoóspora tiene un solo flagelo, éste está inserto en posición anterior o en posición posterior (fig. 4-1 A, B); en las zoósporas biflageladas (fig. 4-1 C, D), los flagelos son anteriores o laterales. Los flagelos de los hongos son de dos tipos: en el tipo **barbulado** existen prolongaciones filiformes laterales, llamadas "**bárbulas**" o **mastigonemas**, que forman dos filas a cada lado del flagelo (fig. 4-1 B); en el segundo tipo, llamado **flagelo no barbulado** (fig. 4-1 A), faltan los mastigonemas y el flagelo parece un látigo de tipo antiguo. Las células fúngicas biflageladas tienen uno de los flagelos barbulado y el otro no barbulado.

Vistos al microscopio electrónico, los flagelos de los hongos resultan estar constituidos por 11 filamentos (fig. 4-1 E) dispuestos de forma característica —dos centrales y nueve periféricos— propia de las células móviles de todos los organismos, exceptuando los bacterios. En la base del flagelo existe un pequeño "**gránulo basal**" o **blefaroplasto** (fig. 4-1 B), que es doble en las zoósporas de algunos hongos uniflagelados. Esto se ha interpretado como indicación de que las formas uniflageladas proceden de antecesores biflagelados por pérdida de uno de los flagelos. El blefaroplasto está conectado con el núcleo mediante una estructura filamentosa, el **rizoplasto**, o puede estar conectado con un corpúsculo estrechamente asociado al núcleo. En las zoósporas fúngicas se han encontrado otras diversas estructuras que

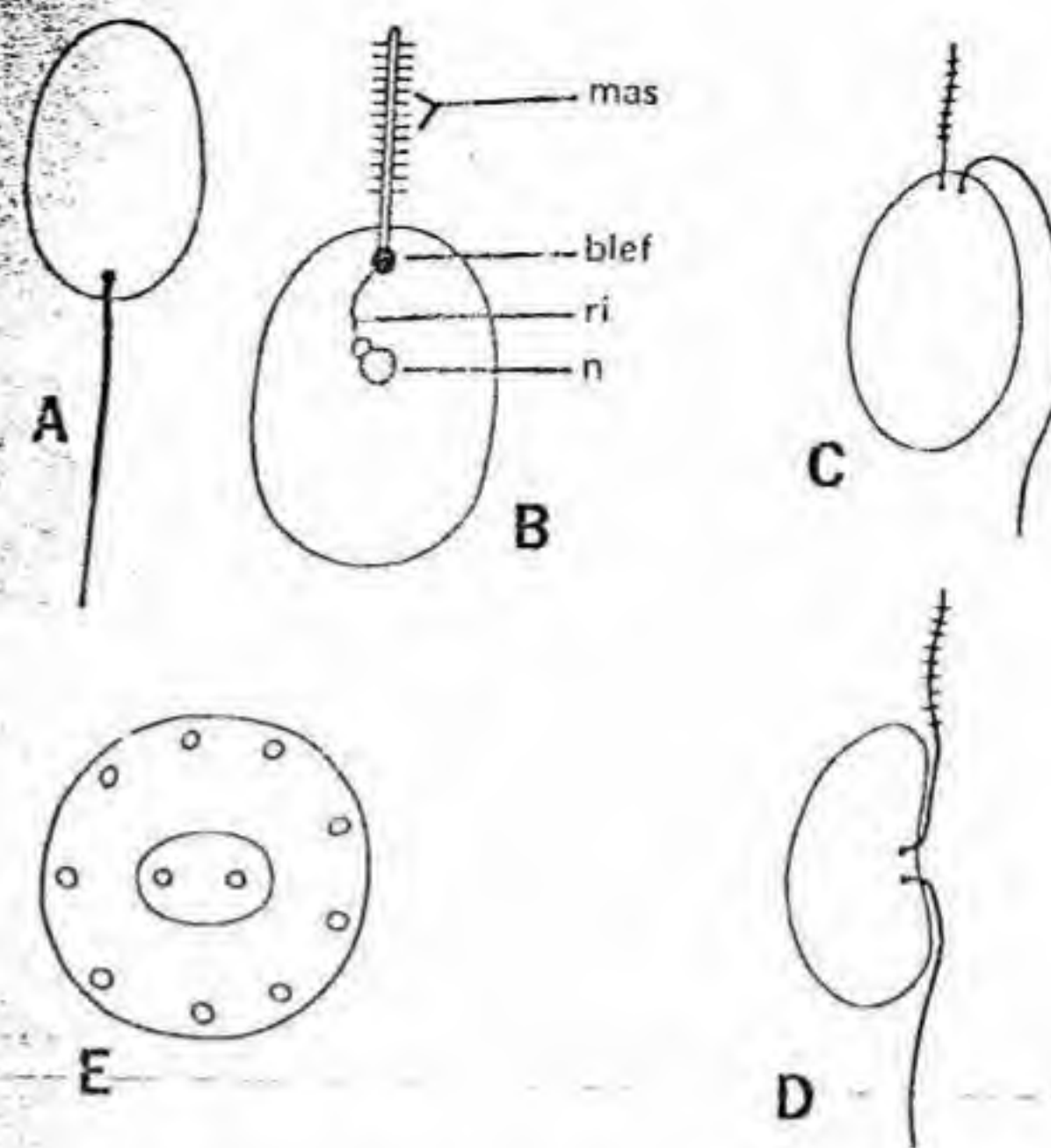


FIGURA 4-1 Las células móviles de los hongos: A, uniflagelada, con flagelo posterior no barbulado; B, uniflagelada, con flagelo anterior barbulado (*mas*, mastigonemas; *blef*, blefaroplasto; *ri*, rizoplasto; *n*, núcleo); C, D, inserción anterior y lateral de los flagelos en las células biflageladas; E, corte transversal de un flagelo mostrando la disposición 9 + 2 de los filamentos.

probablemente tienen importancia de cara a establecer las interrelaciones dentro de este grupo.

Las aplanósporas poseen uno o más núcleos y se encuentran rodeadas por paredes rígidas. Son dispersadas por insectos, agua o viento. Al lado de las esporangiósporas, o en su lugar, algunos de los ficomicetes superiores se reproducen con ayuda de otros tipos de esporas asexuales.

REPRODUCCION SEXUAL

En muchos ficomicetes primitivos, la reproducción sexual tiene lugar por fusión de isogametos móviles. Los gametos móviles o **planogametos** son parecidos por su forma y estructura a las zoósporas de la misma especie. En el género *Allomyces* se encuentra **anisogamia**, en la cual los planogametos que fusionan entre sí se diferencian solamente por su tamaño. Sólo en el orden monoblefaridales se conoce la **oogamia** o fusión de una célula espermática móvil con un gran huevo inmóvil (**aplanogameto**), pero en los oomicétidos la reproducción sexual es parecida. En este caso, los núcleos de los anteridios funcionan como

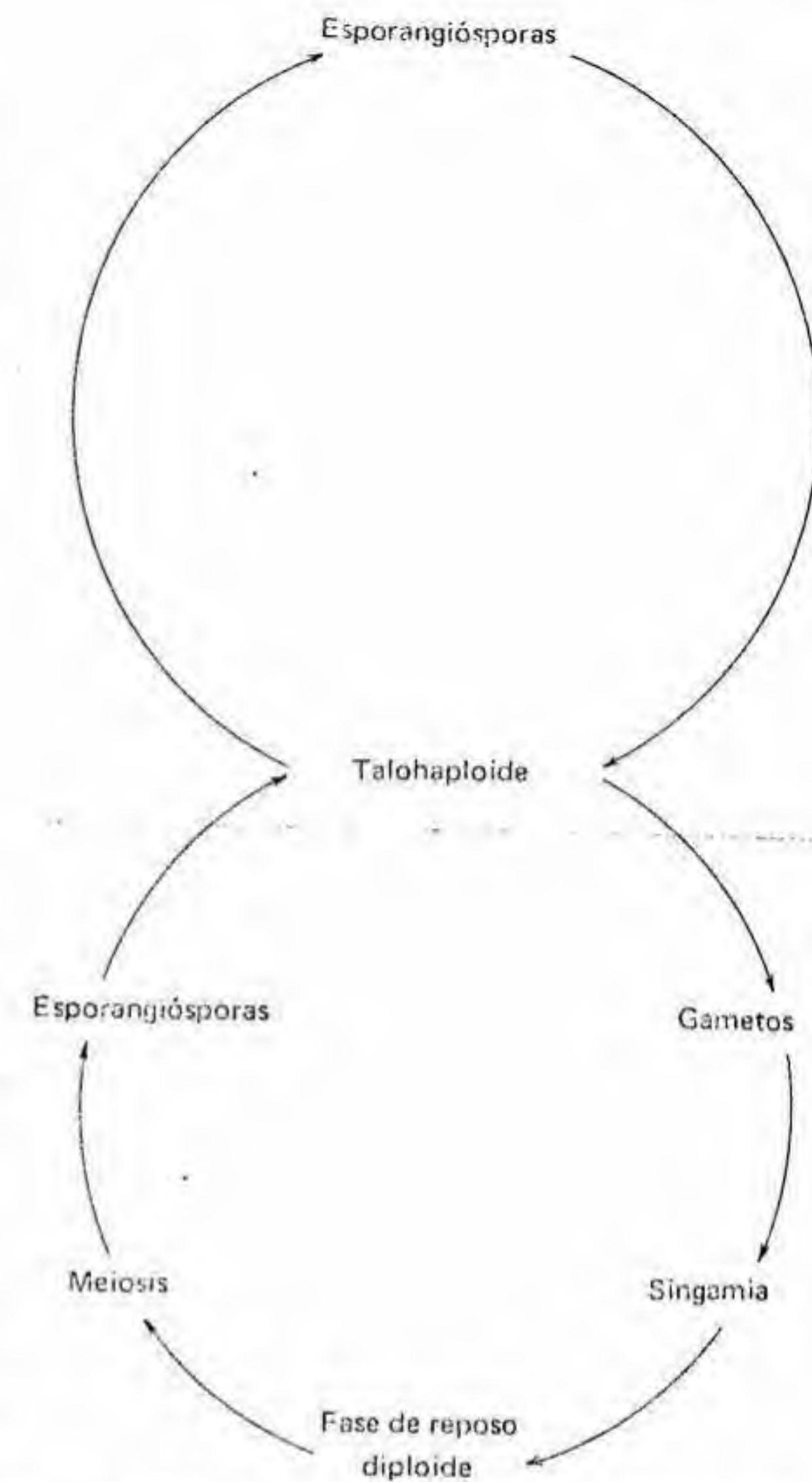


FIGURA 4-2 Ciclo vital típico de muchos ficomicetes.

gametos y van a parar hasta los "**huevos**" mediante tubos de fertilización que se forman en el momento del contacto entre los **gametangios** masculinos y femeninos. En algunos ficomicetes tiene lugar la reproducción sexual a través de la fusión de los protoplastos enteros, es decir, por **conjugación** o **copulación** entre los **gametangios**. En la mayor parte de las formas conjugadas, los gametangios masculinos no pueden distinguirse de los femeninos sino que presentan la misma forma y con frecuencia el mismo tamaño. En todos estos tipos de reproducción sexual, los gametangios son unicelulares (**gametocistos**).

Los ciclos vitales de estos hongos sencillos varían considerablemente de una especie a otra. Unos pocos presentan una alternancia de genera-

ciones relativamente iguales, es decir, alternancia isomórfica, pero en el resto no ocurre así. Probablemente, el ciclo vital más común es el que en su mayor parte es haploide, con la espora en reposo o el esporocisto como únicas células diploides (fig. 4-2). La reproducción asexual puede ser el medio predominante de mantenimiento y dispersión de una especie determinada. En muchas especies constituye el único tipo de reproducción conocido.

SUBCLASE QUITRIDOMICETIDAS

ORDEN QUITRIDIALES. Por su estructura, los quitridiales se encuentran entre los hongos más sencillos. Parasitan diversos pequeños organismos o viven saprofiticamente sobre celulosa, quitina u otros sustratos. Se cree que todos ellos poseen quitina como constituyente de su pared celular, aunque en algunos de ellos se ha citado también la presencia de celulosa.

La reproducción asexual de los quitridiales se realiza mediante planósporas. La reproducción sexual, que ha sido observada en un pequeño número de especies en las que presenta tipos variados, se realiza en algunas por fusión de isogametos móviles y en otras por copulación de gametangios. Los cigotos evolucionan hasta dar una espora perdurante dotada de pared gruesa o hasta formar un esporangio, dentro de los cuales tiene lugar la meiosis. Después de la germinación de esta estructura perdurante se liberan zoósporas haploides.

Las zoósporas de los quitridiales se desplazan gracias a un flagelo no barbulado posterior. Su protoplasto es más o menos globular, aunque su tamaño varía cuando realizan movimiento ameboide. Las zoósporas de algunas especies poseen un glóbulo aceitoso muy visible junto al núcleo; en otras, existe un casquete nuclear formado por ácido ribonucleico. Dicho casquete nuclear es un cuerpo en forma de media luna que se encuentra junto al núcleo y que lo rodea parcialmente. La zoóspora, móvil durante un tiempo, acaba por alcanzar un sustrato adecuado dentro del cual se enquistas y se desarrolla de diversos modos (los ejemplos estudiados corresponden a algunos de ellos).

Diversas especies de *Olpidium* (fig. 4-3) parasitan muchos tipos de plantas y de animales. Las zoósporas enquistadas de este género producen un pequeño tubo de infección que penetra a

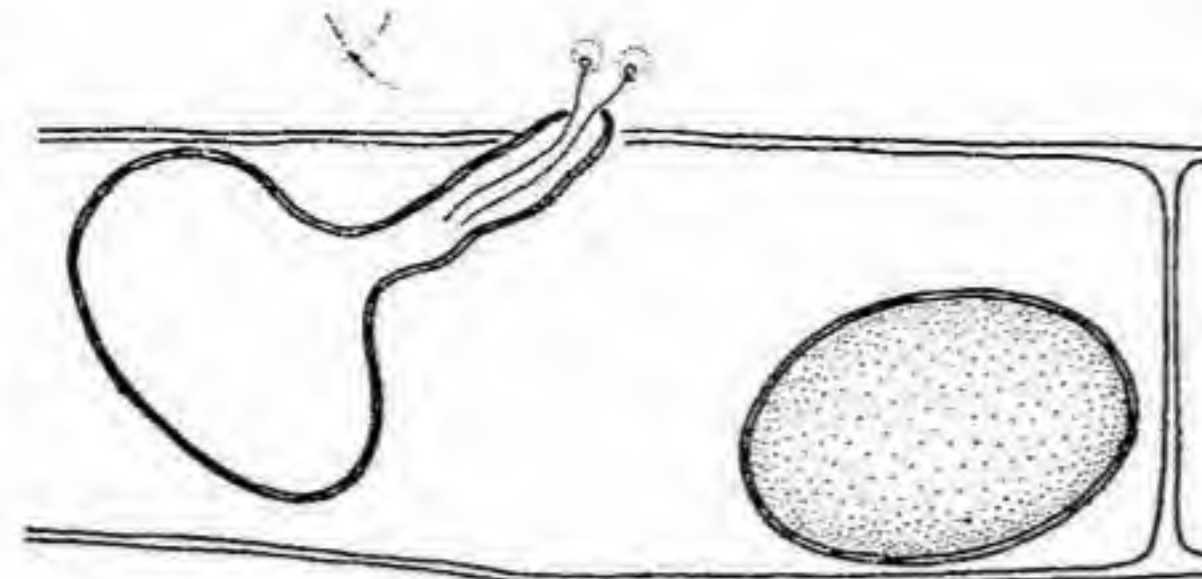


FIGURA 4-3 *Olpidium endogenum*. Dos talos en el interior de una célula de una alga filamentososa (*Spirogyra*) X 1075. La célula de la izquierda ha producido un tubo de descarga, a través del cual están saliendo al exterior las planósporas.

través de la pared del hospedante; a continuación, el protoplasto entra en la célula del hospedante a través de dicho tubo y una vez allí absorbe sustancias nutritivas, aumenta de tamaño y segrega una pared celular. Según parece, la absorción de sustancias alimenticias se realiza por la totalidad de la superficie del protoplasto. Al llegar a la madurez, el talo globuloso o alargado se transforma en un zoosporangio. Se forma entonces un tubo de descarga que atraviesa de nuevo la pared celular del hospedante. De este modo, las zoósporas pueden escapar de la célula infectada a través de un poro que se abre en el extremo exterior del tubo.

Se admite que las esporas perdurantes, provistas de pared gruesa, características de un cierto número de especies de *Olpidium*, se originan por isogamia, aunque en sólo algunas pocas especies se ha observado la presencia de singamia. En los casos en que se ha podido observar singamia, las células que funcionan como gametos no pueden distinguirse de las zoósporas. A continuación de la singamia, el cigoto móvil formado, denominado planozigoto, infecta una célula del hospedante, como si se tratara de una zoóspora. Sin embargo, en este caso se forma un esporangio provisto de una pared gruesa, a partir del cual acaban liberándose zoósporas.

En muchos aspectos, *Synchytrium* y *Micromyces* son parecidos a *Olpidium*. *Synchytrium* parasita diversas plantas vasculares, mientras que *Micromyces* se encuentra en células de algas. Los talos de ambos géneros son holocárpicos y endobióticos, es decir, enteramente encerrados en las células hospedantes. La infección por *Synchytrium* provoca un considerable aumento de tamaño en las células parasitadas (fig. 4-4 A, B). Al llegar a la madurez, el protoplasto uninucleado se

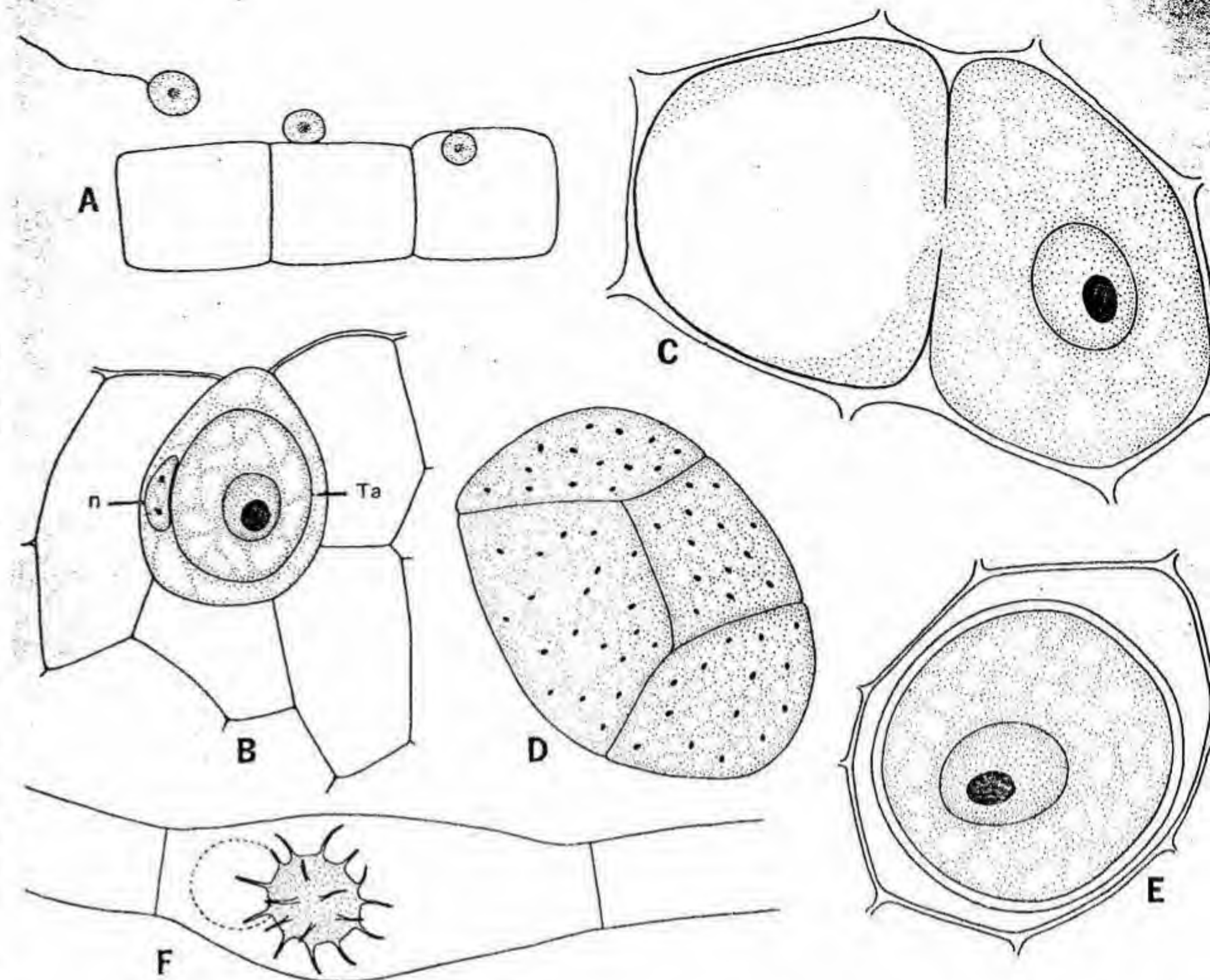


FIGURA 4-4 A-E, *Synchytrium*: A, infección de las células epidérmicas del hospedante por las zoósporas; B, talo aumentado de tamaño de *Synchytrium* en el interior de la célula del hospedante (ta, talo de *Synchytrium*; n, núcleo de la célula hospedante), X 1000; C, extrusión del protoplasto antes de la formación del esporangio, X 1000; D, división de los núcleos del protoplasto y del citoplasma (cada segmento plurinucleado funciona como un esporangio), X 1100; E, esporangio de pared gruesa, en fase de reposo, X 1100; F, esporangio de pared delgada de *Micromyces*, el protoplasto del cual ha sido expelido, X 875.

rodea de una pared ligeramente engrosada. En el momento de germinar, su protoplasto es expulsado al exterior y se producen un cierto número de divisiones mitóticas del núcleo; el protoplasto se divide en varios segmentos multinucleados (fig. 4-4 C, D), cada uno de los cuales funciona como un esporangio o un gametangio. Las zoósporas se emiten durante el período de crecimiento del hospedante pero, más avanzado este período, las células nadadoras funcionan como gametos. Las zoósporas nadan al azar durante un cierto tiempo y reinfectan otras plantas de la especie hospedante.

Los gametos de *Synchytrium* no se pueden

distinguir de las zoósporas ni por su forma ni por el modo como se producen. Al parecer, las condiciones del medio determinan si las células van a funcionar como esporas o como gametos. Después de la singamia, el planozigoto infecta una célula del hospedante. El talo diploide es parecido por su forma al talo haploide, pero la reacción de la planta parasitada es distinta. En presencia del talo diploide, las células del hospedante que rodean a la célula infectada resultan estimuladas a dividirse con mayor intensidad. Por esta causa, la célula con *Synchytrium* diploide queda cada vez más profundamente rodeada por los tejidos del hospedante, en donde forma un

esporangio protegido por una membrana gruesa (fig. 4-4 E) que corresponde a la forma invernante.

Las infecciones causadas en células de alga por *Micromyces* provocan en ellas un cierto aumento de tamaño pero ningún aumento notable en el ritmo de división (fig. 4-4 F). El talo de *Micromyces* es espinoso.

Diversas especies de *Chytridium* (fig. 4-5) parasitan algas marinas y de agua dulce, granos de polen, protozoos u otros hongos, o bien viven como saprobios sobre estos sustratos. La zoóspora enquistada produce, al igual que en *Olpidium*, un tubo de penetración que atraviesa la pared del hospedante. Sin embargo, el protoplasto permanece dentro del quiste. En el extremo del tubo de penetración se desarrolla un sistema rizoidal ramificado o, en algunas especies, el tubo se alarga simplemente y no produce ramificaciones. Se cree que el sistema rizoidal está al servicio de la absorción, mientras que el quiste aumenta de tamaño y acaba funcionando como un esporangio. En este género, el poro de descarga está cubierto por un pequeño opérculo, dehiscente al llegar las zoósporas a la madurez, que permite la libre salida de éstas. En algunas especies de *Chytridium* se ha citado la reproducción sexual, aunque en muchas se han observado esporas perdurantes.

Todos los quitridiales estudiados hasta ahora tienen un solo centro de desarrollo. Algunos quitridiales producen un talo más extenso provisto de varios esporangios, como ocurre en las especies de *Cladochytrium*. Forman un extenso sistema de rizoides que han penetrado en el interior de materia vegetal muerta sumergida en agua (fig. 4-6). En distintas partes de este sistema rizoidal se producen hinchamientos fusiformes, con frecuencia septados una sola vez. Se forman también tanto esporangios de paredes finas como otros de paredes gruesas. En este género se desconoce todavía la reproducción sexual.

ORDEN BLASTOCLADIALES. Los miembros de los blastocladales poseen zoósporas uniflageladas parecidas a las de los quitridiales. Estos hongos producen esporangios perdurantes de paredes gruesas, las cuales están adornadas con fosetas y son casi siempre pardas o parduscas. En todos los casos estudiados, los pigmentos parduscos han resultado pertenecer al grupo de la melanina. A diferencia de los quitridiales, las células perdurantes de este orden no son productos inmediatos de la singamia.

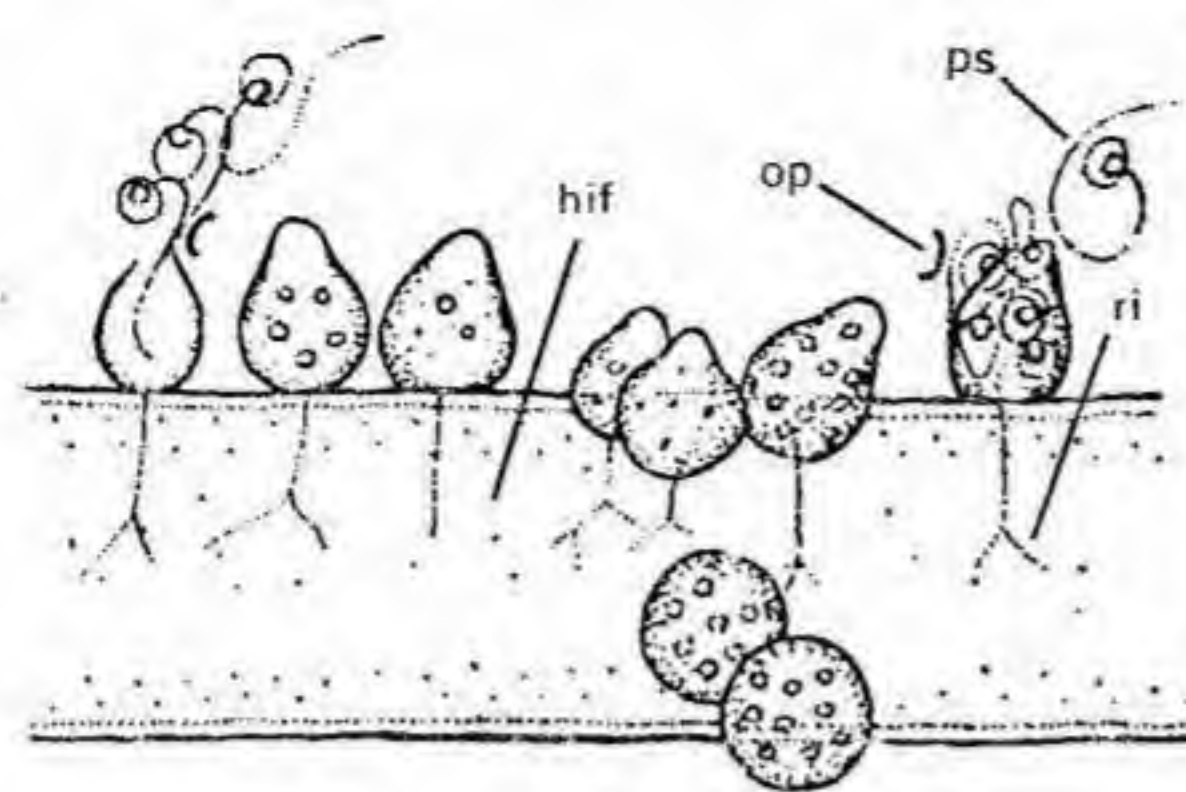


FIGURA 4-5 *Chytridium sphaerocarpum* creciendo sobre hifas de *Achlya*, X 1000. ps, planóspora; op, opérculo; ri, rizoide; hif, hifa del hospedante. (Según Sparrow, en *Journal Linnean Society (Botany)*: 50, pág. 446, 1936, y con permiso de la University of Michigan Press.)

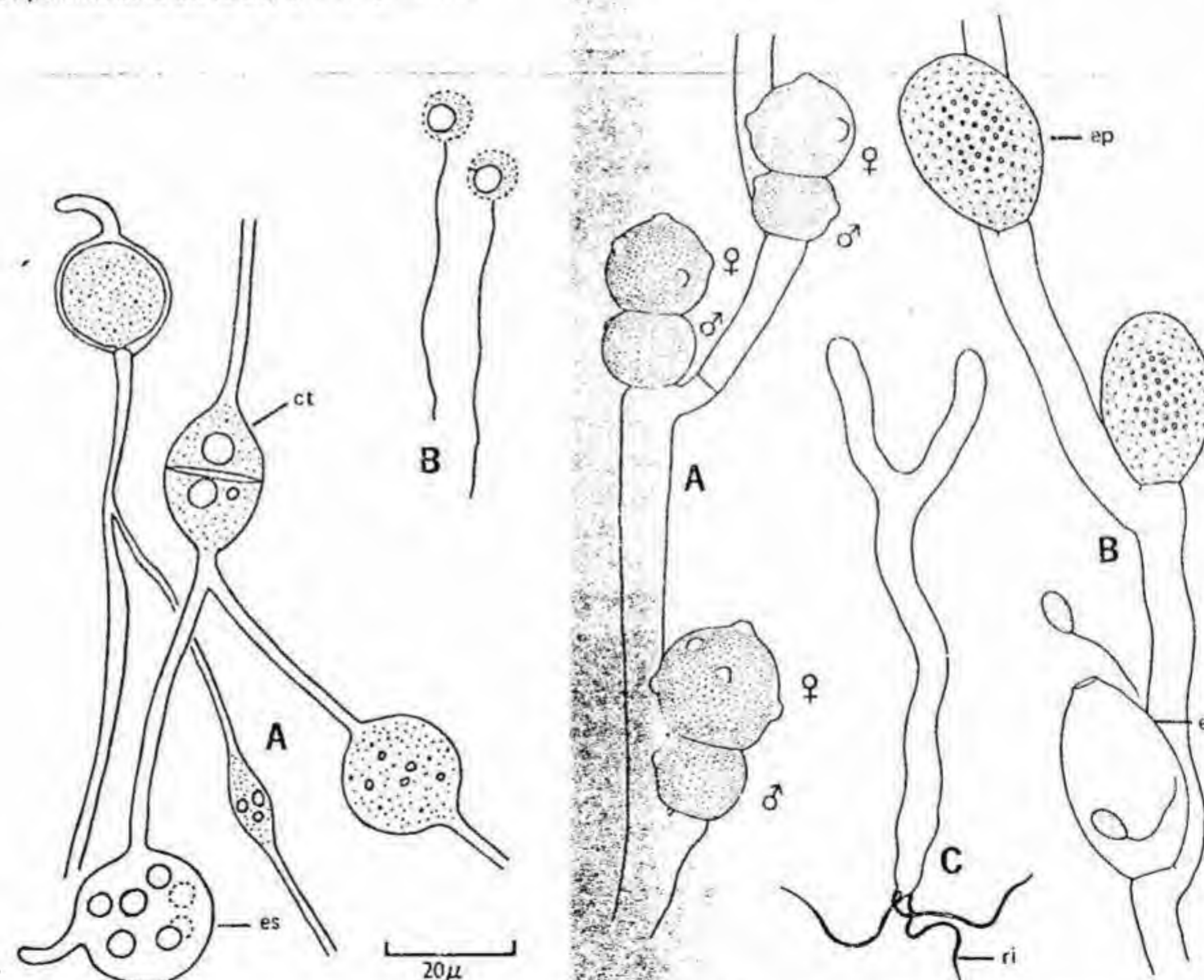


FIGURA 4-6 *Cladochytrium aurantiacum*, X 800: A, aspecto parcial de dos talos con esporangios (es) y células turbinadas (ct); B, zoósporas. (Según Richards, con permiso de *Transactions of British Mycological Society*.)

Algunos blastocladales producen tallos sencillos como los de los quitridiales, pero otros presentan formas miceliarias. En su mayoría poseen paredes quitinosas rígidas. Sin embargo, diversas especies del género *Coelomomyces* parasitan larvas de mosquitos y producen un talo ramificado dicotómicamente que carece de pared celular y ha sido comparado con el plasmodio de los mixomicetes. Los esporangios perdurantes de pared engrosada, del tipo característico del orden, se forman al llegar a la madurez.

La reproducción sexual de los blastocladales se realiza por fusión de iso- o anisogametos móviles. El ejemplo de este orden estudiado con mayor intensidad es una especie del género *Allomyces*. Algunas de éstas poseen ciclos vitales en los cuales alternan generaciones isomórficas, un tipo de ciclo poco común entre los hongos.

El talo de *Allomyces* es filamentososo, posee una serie de rizoides en su base y tiene las hifas más jóvenes ramificadas dicotómicamente. Sobre los talos diploides maduros se forman dos tipos de esporangios: esporangios de pared fina y esporangios perdurantes de pared engrosada. Los esporangios de pared fina producen zoósporas, que son emitidas a través de una o más papilas de salida; estas zoósporas son diploides y originan los nuevos talos portadores de esporangios. La meiosis tiene lugar dentro del esporangio de pared engrosada; en el momento de la germinación éste emite zoósporas que originan talos haploides portadores de gametangios. Estos últimos se parecen por sus características generales a los talos diploides, pero producen gametangios masculinos y femeninos.

Los esporangios perdurantes de *Allomyces* requieren un período de maduración después de su formación. Son más resistentes a la desecación y a las temperaturas elevadas que los esporangios de pared fina, los gametangios o el micelio. Este hecho se utiliza para la obtención de cultivos de talos haploides portadores de gametangios, de las especies que presentan alternancia isomórfica de generaciones. Si se toman cultivos que contengan esporangios perdurantes y se desecan a una temperatura de 30 a 40°C durante 24 horas, sólo sobreviven los esporangios resistentes. Los cultivos que contengan solamente tales haploides, portadores de gametangios, se desarrollarán si se les coloca en un medio adecuado. Sin duda alguna, las estructuras resistentes son importantes de cara a la supervivencia de *Allomyces* en la naturaleza. La mayor parte de las especies de este género viven en el suelo o en el agua de regiones cálidas, especialmente en los trópicos.

En *A. arbuscula*, el gametangio masculino, anaranjado, está colocado exactamente encima del gametangio femenino, ligeramente más grande e incoloro. Tanto el gametangio masculino como el femenino liberan sus planogametos a través de una o más papilas de salida. Dichos gametos son anisógamos y el "femenino" es ligeramente mayor que el "masculino", aunque por su forma son parecidos. Copulan a pares, formando un planozigoto biflagelado que nada durante un tiempo y germina luego para producir un nuevo talo diploide y esporógeno. Los gametos femeninos producen un hormón denominado sirenina, que atrae los gametos masculinos. La constitución química de esta sustancia no ha sido determinada todavía.

En los géneros próximos *Blastocladi*

Blastocladiella, puede inducirse en cultivo y de modo específico la producción de esporangios perdurantes. Si los cultivos de una de las especies de *Blastocladiella* se mantienen en una atmósfera con un contenido elevado en anhídrido carbónico (99,5 por ciento) se forman esporangios perdurantes. En condiciones normales no se produce ningún esporangio en el cultivo, aunque en la naturaleza aparecen junto con los esporangios de pared fina. Si se agrega bicarbonato a cultivos de *Blastocladiella*, éstos quedan estimulados para la producción de esporangios perdurantes casi hasta el punto de eliminar la producción de esporangios de pared fina.

SUBCLASE HIFOQUITRIDOMICETIDAS

ORDEN HIFOQUITRIALES. Comprende formas simples, de estructura paralela a la de los quitridiales. Al igual que estos últimos, producen zoósporas uniflageladas, pero el flagelo es anterior (fig. 4-1 B). Además, se trata de un flagelo barbulado, a diferencia del que se encuentra en los quitridiales.

Las primeras fases del desarrollo a partir de las zoósporas pueden ser parecidas a las de los quitridiales. En las paredes de algunas especies se ha encontrado quitina y celulosa. Las zoósporas maduran dentro del esporangio o bien después de la descarga del protoplasto esporangial. En un cierto número de hifoquitridiomícetidas se han encontrado esporas perdurantes, pero su origen se conoce solamente en el caso de *Anisopidium ectocarpi*. En esta especie, la singamia exige la infección de una célula hospedante única por dos planósporas. Como en *Olpidium*, las planósporas se enquistan sobre la superficie del hospedante y producen un pequeño tubo de infección. A continuación, el protoplasto del quiste es inyectado al interior de la célula hospedante a través del tubo. Si dos de estos protoplastos quedan juntos, se fusionan, formando un cigoto. Una espora perdurante de pared gruesa originada a partir del cigoto germina, produciendo un tubo de descarga a través del cual se liberan al exterior planósporas dotadas de un flagelo en posición anterior.

SUBCLASE OOMICETIDAS

ORDEN SAPROLEGNIALES. Aunque la palabra "mohos acuáticos" se emplea con frecuencia para

designar ciertos componentes de este orden, este término se presta a confusión, puesto que muchos otros hongos crecen en hábitats acuáticos. Además, muchos de los hongos saprolegniácidos pueden aislarse con igual facilidad a partir de ciertos suelos que a partir del agua.

Las zoósporas de este grupo son biflageladas (fig. 4-1 C, D). Los flagelos son de longitud igual o desigual; uno de ellos es barbulado y el otro liso. Las zoósporas que se producen en el esporangio son zoósporas primarias y sus flagelos son anteriores. Cuando las esporas primarias quedan libres a partir del esporangio, nadan durante un tiempo y luego se enquistan. Cada quiste formado de este modo libera más tarde una zoóspora lateralmente biflagelada denominada zoóspora secundaria. La zoóspora primaria es más o menos piriforme, la secundaria es normalmente reniforme. Las esporas secundarias nadan mucho más vigorosamente y durante más tiempo que las primarias. Con frecuencia, se enquistan una o dos veces, pero cuando estos quistes germinan dan lugar al mismo tipo de zoóspora, es decir, secundaria. El flagelo barbulado está dirigido hacia la parte anterior y el no barbulado sirve de timón en ambos tipos de espora.

En los saprolegniales existen una serie de formas sencillas de estructura paralela a los hifoquitriales y quitridiales. De las saprolegniáceas sólo estudiaremos los miembros más avanzados.

Saprolegnia (fig. 4-8 A-D) y las formas relacionadas con ella viven en el agua dulce y en el suelo. En su mayoría, se trata de saprobios, aunque unas cuantas especies son parásitos débiles de animales acuáticos y de sus huevos o de raíces de plantas superiores. Poseen un micelio totalmente cenocítico, provisto de paredes con celulosa. Las estructuras reproductoras y las partes dañadas de las hifas son separadas del resto mediante septos completos. Los esporangios se producen en gran número. Los típicos son alargados y aproximadamente del mismo diámetro de las hifas sobre las cuales se encuentran. A la tabicación del protoplasto multinucleado del esporangio sigue el desarrollo de zoósporas primarias. En *Saprolegnia*, estas esporas salen a través de un poro terminal de la pared del esporangio y nadan durante un cierto tiempo. Después se sedimentan y se enquistan, terminando finalmente por producir zoósporas secundarias. En *Achlya* (fig. 4-8 E), se liberan zoósporas primarias desde el esporangio, pero éstas se enquistan inmediatamente después de salir por el poro. *Dictyuchus* (fig. 4-8 F) se llama así a causa del aspecto re-

ticulado de sus esporangios. Este aspecto es debido al enquistamiento de zoósporas primarias en el interior del esporangio. Cada espora enquistada produce un corto tubo germinal a través del cual se libera una zoóspora secundaria. En este género, las esporas secundarias nadan durante un cierto tiempo, se sedimentan luego y vuelven a enquistarse. Al germinar la espora enquistada se desarrolla un nuevo talo filamentoso.

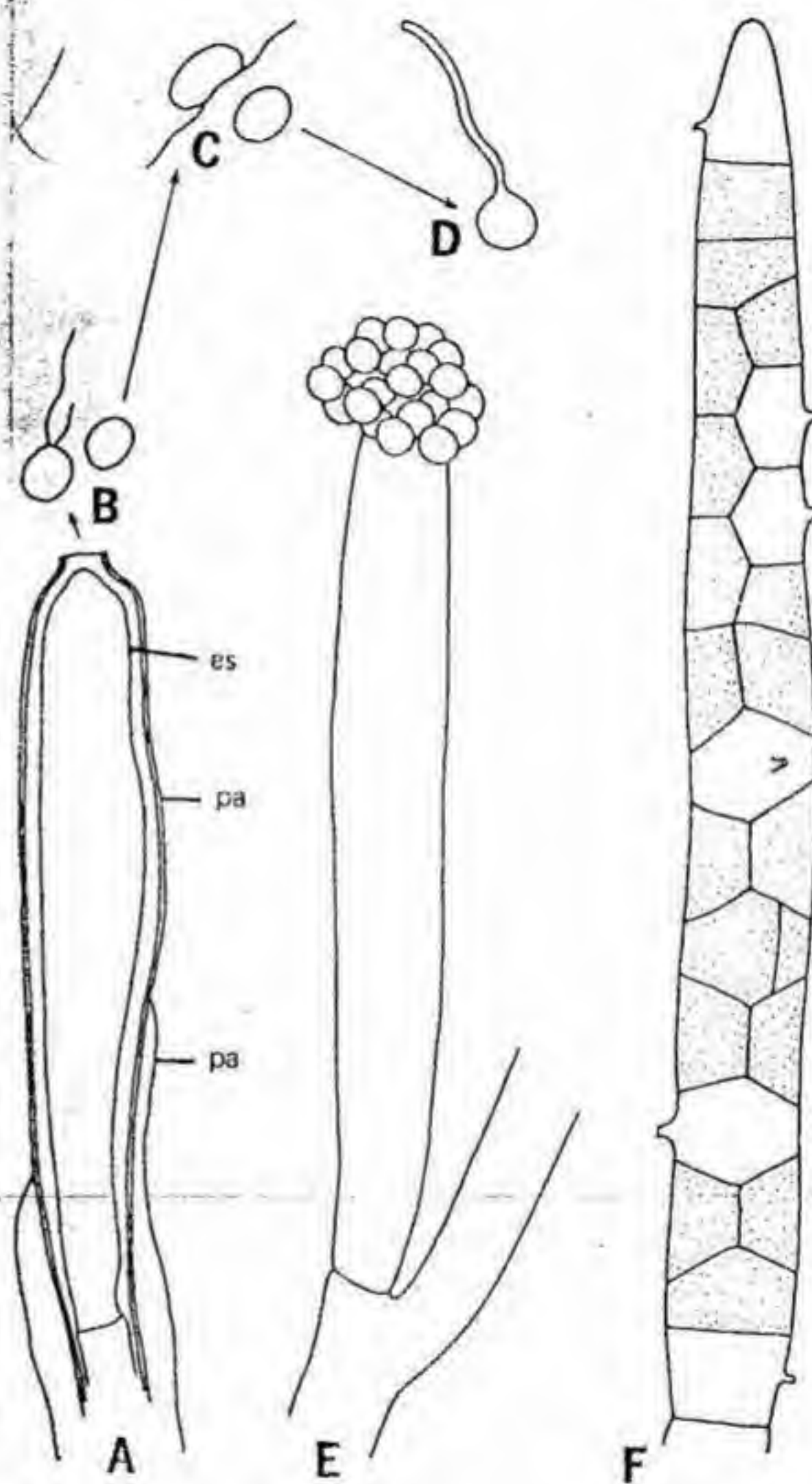


FIGURA 4-8 A-D, *Saprolegnia*: A, esporangio (es) cubierto en parte por paredes (pa) de otros esporangios anteriores, x 415; B, planóspora primaria y quiste, x 415; C, planóspora secundaria y quiste, x 415; D, germinación de una planóspora secundaria enquistada, x 415; E, esporangio de *Achlya* con un grupo apical de esporas primarias enquistadas, x 415; F, esporangios de *Dictyuchus*, con esporas primarias enquistadas, x 860 (unas pocas de las células enquistadas han liberado planósporas secundarias).

Los hongos saprolegniácidos producen gametangios masculinos y femeninos bien distintos (fig. 4-9 A-C), pero no llegan a originar gametos móviles. Los gametangios femeninos, denominados oogonios, se producen sobre cortas ramas laterales de las hifas principales. Los oogonios son globulosos y contienen los "huevos" y oosferas. Los filamentos masculinos pueden aparecer en las mismas hifas o talo, o sobre diferentes talos. Al llegar a la madurez, uno o más anteridios establecen contacto con el oogonio. A partir de cada anteridio se forma un tubo de fertilización simple o ramificado, que penetra dentro de una oosfera. Pasan núcleos del anteridio a las oosferas, realizando así la fertilización. Después de esta fertilización, cada cigoto evoluciona para formar una espora perdurante de membrana gruesa denominada oóspora. Este tipo de reproducción sexual se denomina contacto gametangial.

En ciertas especies de *Achlya*—por ejemplo en *A. bisexualis* y *A. ambisexualis*—los anteridios y los oogonios aparecen normalmente sobre talos separados. Dichos talos no producirán estructuras sexuales si se les cultiva por separado, pero si lo hacen si se cultivan juntos los dos tipos de talos

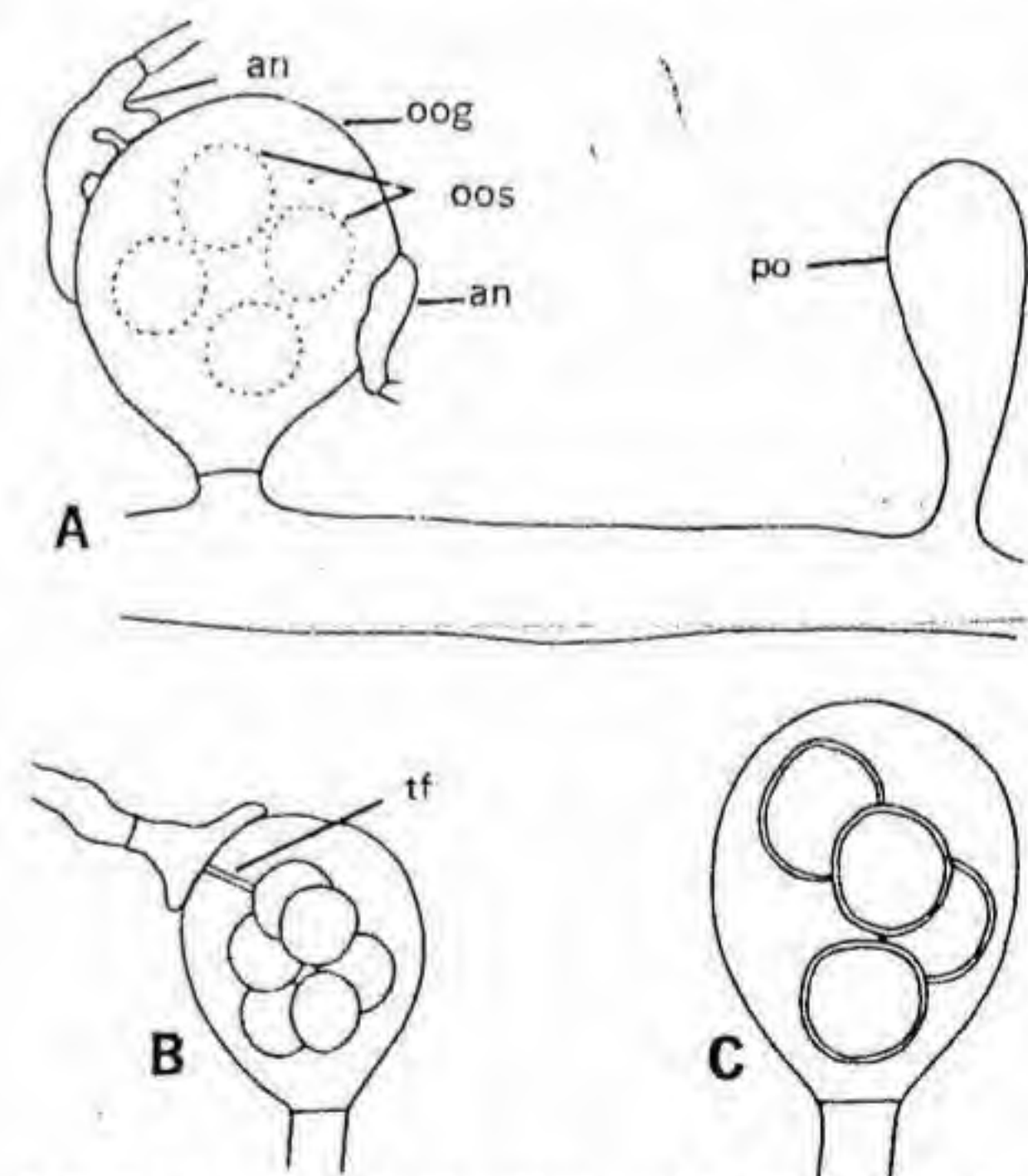


FIGURA 4-9 Reproducción sexual en *Saprolegnia*: A, un oogonio (oog) y dos anteridios (an), (oos) oosferas, x 535; B, un primordio de oogonio (po) puede verse a la derecha; C, un oogonio maduro, con el tubo de fertilización (tf) que se extiende desde el anteridio hasta una oosfera, x 535; C, oogonio con oósporas en su interior, x 535.

TABLA 4-1
LOS EFECTOS DE LAS HORMONAS PRODUCIDOS POR LOS TALOS DE *ACHLYA*

Hormona	Producido por :	Acción
A, A ²	Talo ♀	Estimulación de la producción de filamentos anteridiales sobre el talo ♂
A ¹ , A ³	Talo ♂	A ¹ aumenta la acción de A y de A ² ; A ³ tiende a suprimir esta acción
B	Talo ♂ (después de ser estimulado por los A)	Desarrollo de los primordios de los oogonios sobre el talo ♀
C	Primordios de los oogonios	Determina el crecimiento direccional de los filamentos anteridiales; delimitación del anteridio una vez establecido contacto
D	Anteridios	Delimitación de los oogonios y diferenciación de las oosferas

compatibles. J. R. Raper ha estudiado la reproducción en estas especies y ha observado que pueden encontrarse una serie de casos distintos en el proceso reproductor. Son éstos: 1) producción de filamentos anteridiales sobre el talo masculino; 2) producción de oogonios incipientes sobre el talo femenino; 3) crecimiento de filamentos anteridiales hacia los oogonios incipientes y delimitación de los anteridios después de establecer contacto con ellos; 4) delimitación del oogonio y diferenciación de las oosferas, y 5) producción de tubos de fertilización y migración, a lo largo de ellos, de los núcleos asteridiales hasta las oosferas.

Raper llevó a cabo una serie de experimentos que demostraban que esta secuencia, que se produce de forma regular, viene determinada por la acción de un cierto número de hormonas. Estas últimas se producen por la actividad de los dos talos o por la de los anteridios y oogonios incipientes. Los nombres de dichas hormonas, el lugar en que se producen y su acción figuran en la tabla 4-1. Este mismo proceso aparece en forma esquemática en la figura 4-10. Otros estudios posteriores han demostrado que la aparición de estructuras sexuales viene regulada de una forma parecida en especies que poseen anteridios y oogonios en el mismo talo.

La oóspora atraviesa un largo período de vida latente; los factores que inducen la germinación se desconocen todavía. Durante la germinación de la oóspora se produce un corto filamento, en el ápice del cual aparece un esporangio típico. Durante mucho tiempo se pensó que la

meiosis tenía lugar durante la germinación de la oosfera. Sin embargo, estudios recientes indican que la meiosis tiene lugar en los gametangios, en este orden y en el de los peronosporales.

ORDEN PERONOSPORALES. La reproducción sexual que se encuentra en las saprolegniáceas es también característica de los hongos del orden peronosporales. En este último grupo, en cada oogonio se forma una sola oosfera, pero por todo lo demás el proceso es el mismo. Los componentes más simples de este orden producen zoosporangios que se diferencian poco de los que tienen las saprolegniáceas. Sin embargo, los esporangios de las especies más evolucionadas, entre las cuales se cuentan las albugináceas y peronosporáceas, son completamente distintos. Todas las especies de estas dos familias son parásitos obligados de plantas vasculares. Sus hifas son intercelulares y producen ramificaciones absorbentes o *haustorios*, que penetran en el interior de las células del hospedante (fig. 4-11 A).

La reproducción asexual se realiza en las peronosporáceas y las albugináceas mediante esporangios que aparecen sobre ramas especiales, los esporangióforos. Los esporangios, que se desprenden al llegar a la madurez, son transportados por el viento. Los esporangios de la mayoría de los géneros pueden formar, al germinar, ya sea zoósporas, a hifas, pero algunas formas han perdido la capacidad para producir células móviles.

El esporangióforo tiene un crecimiento limitado y tiene también una forma relativamente regular. Los diversos géneros de las peronosporáceas

se distinguen basándose en estas estructuras. *Albugo* (fig. 4-11 B-E) es el único género de las albugináceas que produce cadenas de esporangios.

Entre las peronosporales se encuentran muchas plantas patógenas de interés económico. Una de las más destructoras es *Phytophthora infestans* (pitiásis) (fig. 4-11 F), causante de la podredumbre negra de la patata; esta especie fue la que provocó la destrucción completa de las cosechas de patata en Irlanda y en otras regiones, que tuvo como consecuencia la ola de hambre irlandesa de 1845. Otra especie, *Plasmopara viticola* (fig. 4-11 G), es la causante de una importante enfermedad de la vid, el mildiu.

SUBCLASE ZIGOMICETIDAS

El resto de los ficomicetes se caracteriza por la producción de zigosporas formadas por copula-

ción entre los gametangios, proceso que exige la fusión de dichas estructuras. A diferencia de los que tienen las saprolegniáceas, los dos gametangios que fusionan son típicamente idénticos por su forma y, frecuentemente, por su tamaño. La reproducción asexual tiene lugar por esporangiósporas (aplanósporas) o por conidios, término aplicado a muchos tipos de esporas asexuales (pero distintas de las esporangiósporas). En lo esencial, un conidio es una porción separable de una hifa o de una rama especial, el conidióforo. Los esporangios de las zigomicétidas van unidos a esporangióforos. En esta subclase no se producen células flageladas de ningún tipo.

La mayoría de las especies forman un extenso micelio, pero algunas especies simbióticas y parásitas tienen talos constituidos por un filamento hifal único. En la mayoría de los zigomicetes, las hifas son cenocíticas y las paredes celulares contienen quitina.

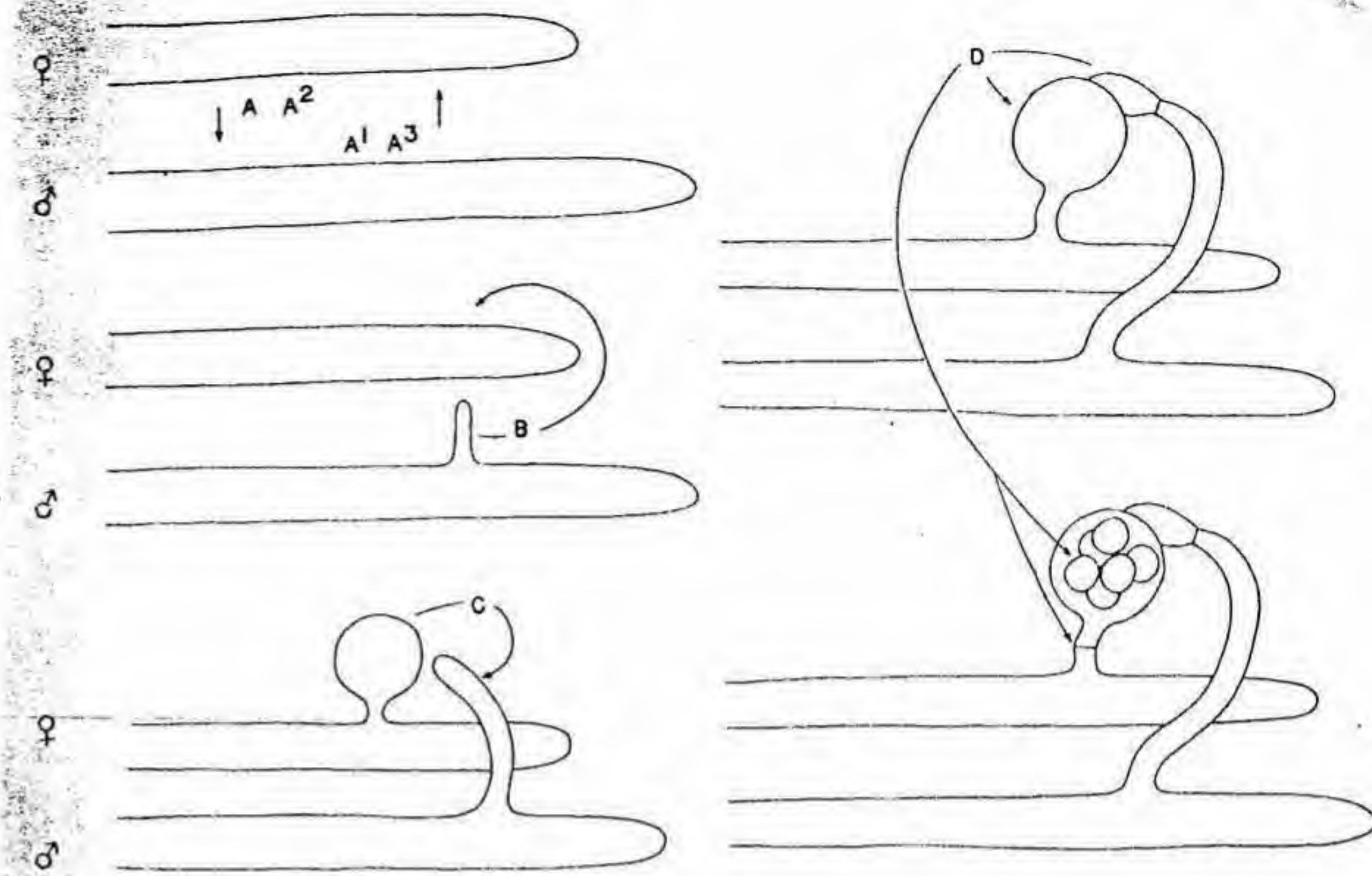


FIGURA 4-10 Sucesión de fases del desarrollo de *Achlya*, con su regulación hormonal. Empezando por la izquierda la interacción entre las hormonas A y A², producidas por el talo femenino, y A¹ y A³ producidas por el talo masculino, estimula el desarrollo del filamento anteridial. La producción de hormona B por el filamento masculino estimula el desarrollo del primordio del oogonio. La hormona C producida por dicho primordio, regula el crecimiento direccional del filamento anteridial y la delimitación del anteridio. La hormona D, producida por el anteridio, regula la delimitación del oogonio y el desarrollo de las oosferas.

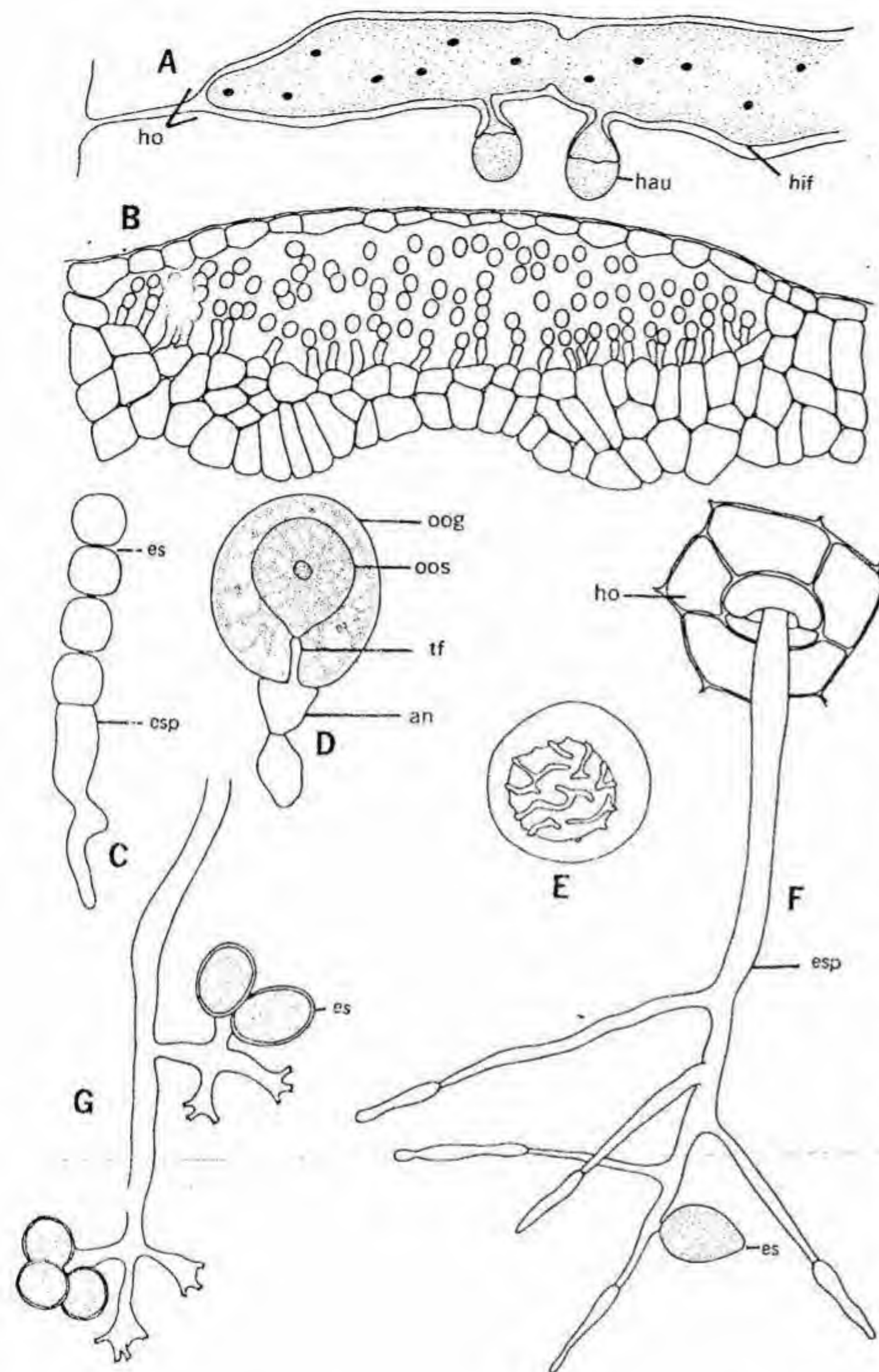


FIGURA 4-11 A, haustorios del mildiu algodonoso (hau, haustorio; hif, hifa intercelular; ho, células del hospedante), x 1080. B-E, *Albugo candida*: B, corte de una hoja infectada, mostrando los grupos de esporangiosporas y de esporangios situados bajo la epidermis, x 215; C, esporangioforo aumentado (esp), con una cadena de esporangios (es), x 500; D, reproducción sexual, x 500 (oog, oogonio; oos, oosfera; an, anteridio; tf, tubo de fertilización); E, oóspora madura, x 500; F, esporangioforo de *Phytophthora infestans*, x 590 (esp, esporangioforo; es, esporangio; ho, epidermis del hospedante). G, esporangioforo y esporangios de *Plasmopara viticola*, x 585.

Los zigomicetes saprofíticos son comunes sobre sustancias en descomposición, sobre suelo, estiércol y otros hábitats. Unos pocos son parásitos obligados de zigomicetes próximos, de pequeños animales como protozoos e insectos, o de plantas vasculares. En el tubo digestivo de los artrópodos se encuentran esp. es situadas en una subclase distinta, la de las tricomycétidas.

ORDEN MUCORALES. La mayoría de los mucorales viven como saprobios sobre suelo, estiércol, restos animales y vegetales en descomposición, etc., en donde abundan. Algunas especies pueden vivir a temperaturas cercanas o inferiores al punto de congelación y se encuentran con frecuencia sobre carne conservada a baja temperatura. Otros son parásitos débiles de frutas y verduras almacenadas. Algunas especies parasitan las plantas verdes o incluso otros hongos mucoráceos, y se han citado algunos de ellos como causantes de infecciones mortales en los seres humanos.

En este grupo, el micelio está generalmente constituido por hifas aéreas o hifas inmersas. Dichas hifas son típicamente cenocíticas, pero las estructuras reproductoras quedan individualizadas mediante tabiques transversales. En algunas especies, dichos tabiques están presentes de modo regular y las células de la mayoría de dichas formas son multinucleadas.

En las especies que se consideran más primitivas se encuentran esporangios que contienen numerosas esporas. Las especies más evolucionadas poseen esporangios con una o unas pocas esporas, denominados esporangióolos.

Los términos heterotalismo y homotalismo fueron empleados en primer lugar por el genético Blakeslee en su trabajo sobre las mucoráceas. Existen dos tipos de talo en cada especie heterotalica, imposibles de distinguir morfológicamente. Dichos talos, designados como + y -, se reproducen solamente de forma asexual cuando crecen separados. Sin embargo, si dichos talos se cultivan juntos, producen gametangios sostenidos por ramas aéreas. Los gametangios + y - copulan, formando una gran célula multinucleada, el cenozigoto, que se transforma en una espora perdurante de pared muy engrosada, la zigóspora. La reproducción sexual de las especies homotáticas se realiza de un modo parecido, pero los gametangios que copulan se producen sobre ramificaciones del mismo talo. De este modo, en las formas homotáticas todos los talos son del mismo tipo con respecto a la reproducción sexual.

Los gametangios que fusionan en las especies

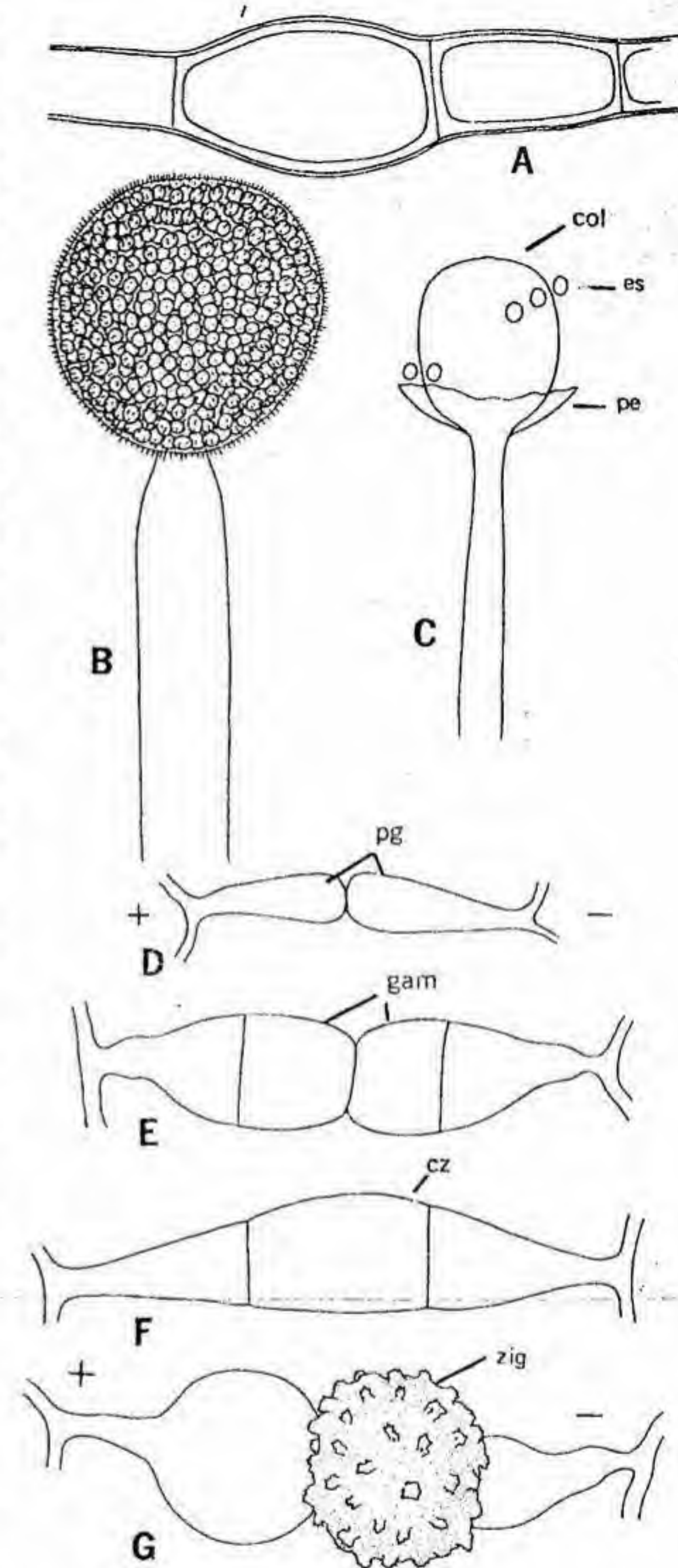


FIGURA 4-12 A, clamidósporas dentro de una hifa de *Mucor*, x 2250. B-G, *Mucor mucedo*: B, porción de esporangioforo con un esporangio maduro, x 835; C, esporangio después de la salida de las esporas, x 900 (col, columela; es, espora; pe, resto en forma de copa de la pared del esporangio); D-G, reproducción sexual entre talos + y -, x 205 (pg, progametangios; gam, gametangio; cz, cenozigoto; zig, zigóspora).

heterotálicas y en las homotálicas son parecidos tanto por su forma como, en muchos casos, por su tamaño. Sin embargo, en algunos casos, como en *Zygorrhynchus*, los gametangios son desiguales.

Las diversas especies de *Mucor* son frecuentes sobre el estiércol, suelo y otros hábitats. Producen un extenso micelio cenocítico, gran parte del cual se encuentra inmerso en el sustrato. Algunas veces aparecen tabiques que delimitan cortos segmentos de hifas que se transforman en clamidósporas (fig. 4-12 A). Estas son esporas de pared engrosada que no se separan del micelio y que pueden encontrarse en posición tanto intercalar como terminal. Son más resistentes a las condiciones adversas que los filamentos hifales inalterados, y pueden germinar para formar un nuevo micelio. Tanto las clamidósporas como las hifas normales suelen contener grandes gotitas lipídicas.

En general, los esporangióforos crecen hacia la luz; en otras palabras, presentan fototropismo positivo. En el ápice del esporangióforo se forma un esporangio que queda separado del esporangióforo por un septo bulboso, la columela. Dentro del esporangio multinucleado el protoplasto se divide en numerosos segmentos con uno o unos pocos núcleos cada uno. Alrededor de cada segmento se forma una pared, lo que lo transforma en una esporangiospora.

Cuando un esporangio alcanza la madurez, las esporas se liberan de dos maneras posibles. En la mayoría de las especies de *Mucor*, como en *M. mucedo* (fig. 4-12 B-G), la pared del esporangio se licúa y las esporas quedan rodeadas por una gota de un líquido viscoso. Estas esporas son transportadas por el agua de la lluvia o por insectos. En otras especies de *Mucor*, la pared del esporangio, que es frágil y seca en la madurez, se fisura y se desprende, exponiendo las esporas secas a las corrientes de aire.

El género *Mucor* contiene tanto especies homotálicas como heterotálicas. Cuando se aproximan hifas de tipo + y -, se forman ramificaciones denominadas zigóforos (fig. 4-12 D-G). Estas estructuras segregan sustancias volátiles (hormonas) que al parecer regulan el crecimiento direccional de los zigóforos el uno hacia el otro. Los ápices de los zigóforos entran en contacto y se denominan progametangios. Se produce entonces en cada progametangio una pared que individualiza una célula apical. Esta célula, denominada gametangio, confluye pronto con su pareja y constituye una célula multinucleada denominada

cenozigoto. Dentro de él, fusionan pares de núcleos + y - (cariogamia) y, una semana después, sufren la división reductora. Alrededor del cenozigoto se forma una pared gruesa y oscura que lo transforma en una espora perdurante o zigóspora. Típicamente, la germinación de la zigóspora conduce a la formación de un corto esporangióforo y de un esporangio que contiene esporangiosporas haploides.

En *Mucor genevensis*, una especie homotálica, la conjugación se realiza del mismo modo (fig. 4-13 A, B). Sin embargo, las ramificaciones conjugadoras de esta especie se producen en un mismo talo.

Rhizopus stolonifer (fig. 4-14 A, B), el moh negro del pan, es una especie parecida a *Mucor* en muchos aspectos. Produce hifas aéreas que funcionan como los estolones de los fresaes. También éstas se denominan estolones y se van extendiendo a los diversos puntos del sustrato. En los puntos en donde establecen contacto con él, se forman sistemas rizoidales parecidos a raíces. Estos rizoides le proporcionan la fijación necesaria y encima de ellos se forman grupitos de esporangióforos y de esporangios. Esta especie ataca con frecuencia los frutos almacenados, especialmente los más jugosos, como las fresas y los melocotones.

La reproducción sexual es, en *Rhizopus stolonifer*, una especie heterotálica, parecida a la descrita en *Mucor hiemalis*. Sin embargo, en este caso, la meiosis no tiene lugar durante las primeras fases del desarrollo de la zigóspora, sino en el momento de su germinación. Puede tener lugar varios meses antes de la formación de la zigóspora. En una especie de *Phycomyces*, tanto la división del núcleo como la meiosis quedan retarda-

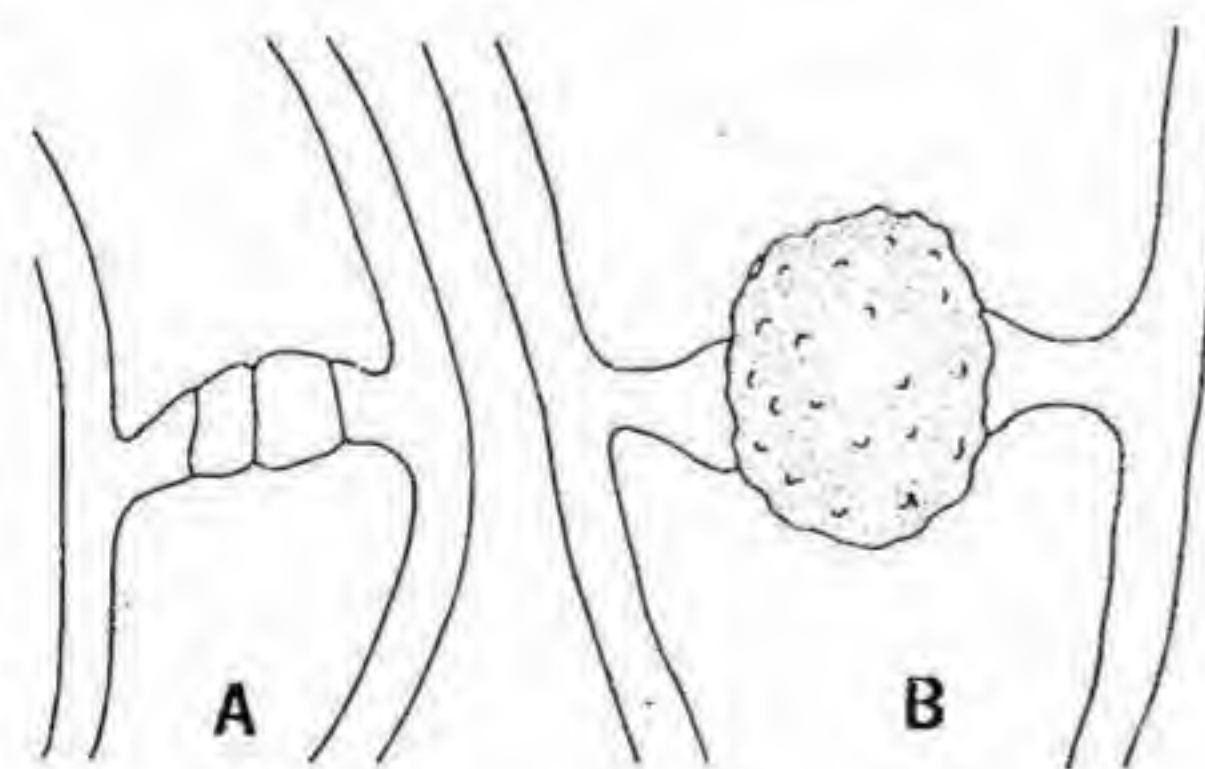


FIGURA 4-13 A, B, *Mucor genevensis*; formación de una zigóspora, x 335 (los gametangios que conjugan en esta especie proceden de dos hifas distintas pertenecientes al mismo talo).

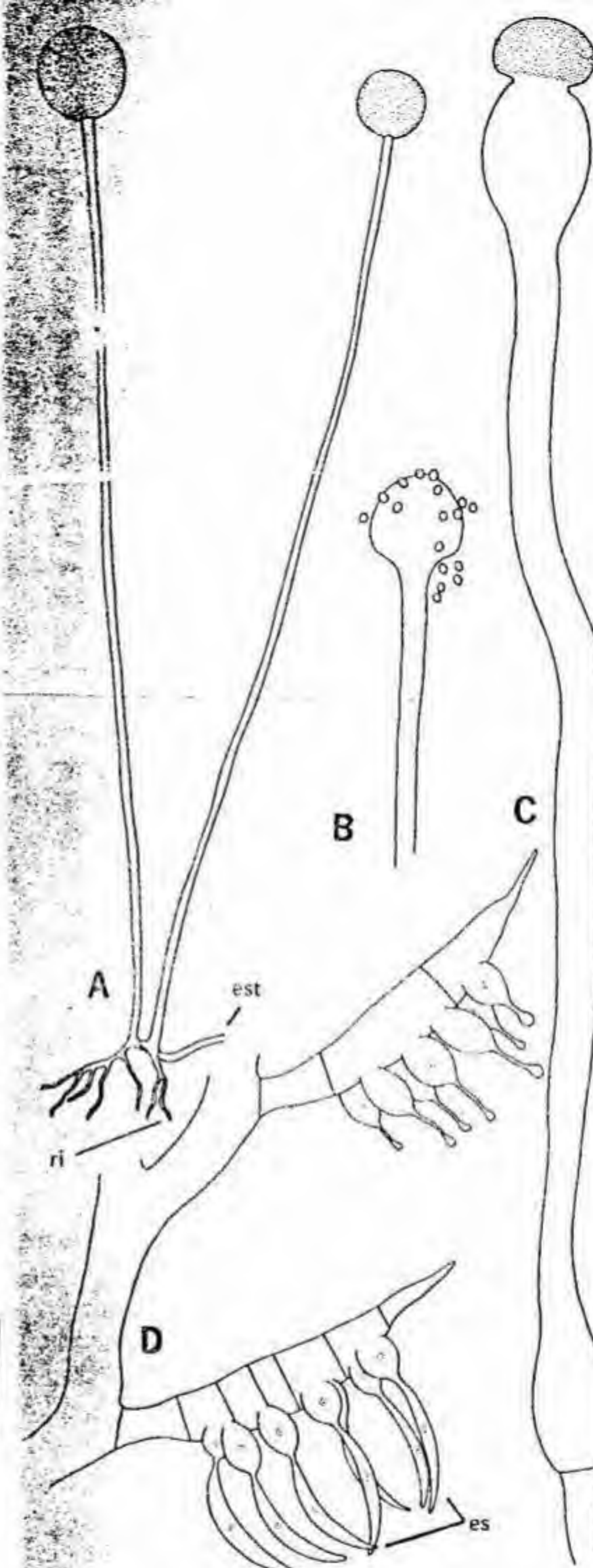


FIGURA 4-14 A, esporangióforos y esporangios de *Rhizopus stolonifer*, x 60 (ri, rizoides; est, estolón); B, esporangio y columela después de la ruptura de la pared del esporangio, x 160; C, esporangio y esporangioforos de *Pilobolus*, x 130; D, parte del esporangioforo de *Coemansia* mostrando dos ramificaciones portadoras de esporangios, x 1575 (la ramificación interior lleva un cierto número de esporangios provistos de una sola espora,

das hasta el momento antes de la germinación de la zigóspora.

En varios hongos mucoráceos heterotálicos, los esporangios jóvenes producidos por germinación de las zigósporas pueden contener núcleos +, - o de ambos tipos. Estos quedan incorporados a las esporangiosporas que de este modo pueden originar los dos tipos de micelios.

Las especies de *Pilobolus* (fig. 4-14 C), de la familia de las piloboláceas, crecen sobre el estiércol de los herbívoros. Sus esporangios tienen paredes gruesas y continuas, y la totalidad del esporangio es proyectada con fuerza por el esporangiofor al llegar a la madurez. El esporangio queda pegado a objetos tales como tallos u hojas de plantas verdes, desde donde será ingerido por un herbívoro y pasará a través del tubo digestivo del animal. Las esporas germinan después de la deposición de los excrementos.

Coemansia (fig. 4-14 D) y otros géneros de su misma familia (*Kickxellaceae*) se caracterizan por la producción de esporangios con una sola espora, es decir, esporangiólos. Algunas formas, como *Blakeslea trispora* (Coanoforáceas) produce esporangios de tipo intermedio entre los de *Coemansia* y los de las mucoráceas. Estos esporangios contienen solamente unas pocas esporas. Algunos biólogos piensan que los conidios pueden haber evolucionado a través de la reducción de esporangios hasta dar estructuras uniesporales. Sin embargo, los que tienen una sola espora mantienen todavía la pared del esporangio.

Aunque las estructuras reproductoras asexuales de las mucorales parecen ser extremadamente variadas, la reproducción sexual es más uniforme. En algunas formas, como en *Zygorrhynchus* (fig. 4-15 A, B), los progametangios que conjugan son de tamaño desigual. En otros, la zigóspora se desarrolla hasta dar una célula formada en un lado de los dos gametangios; en otros, alrededor de los filamentos que conjugan se produce un manto estéril de hifas.

OTROS ZIGOMICETES. Gran parte del resto de los zigomicetes tiene alguna relación con los animales. Diversas especies de *Entomophthora* (orden entomofthorales), por ejemplo, son parásitas de insectos. *E. muscae* (fig. 4-16) infecta la mosca doméstica común, creciendo dentro del cuerpo y absorbiendo todo el material proteico allí existente. Después, aparecen los conidióforos por entre los artículos del exoesqueleto del hospedante y al llegar a la madurez los conidios son expulsados por los conidióforos. Con frecuencia se

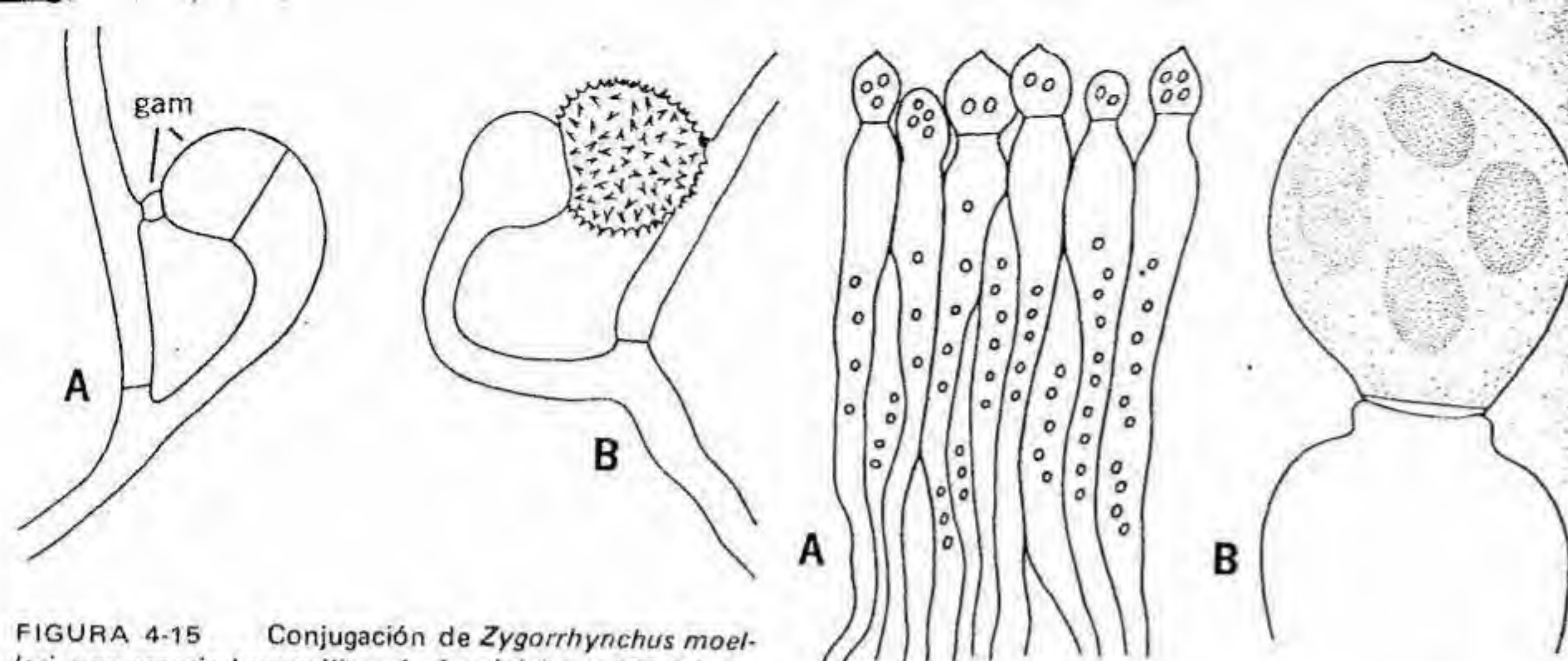


FIGURA 4-15 Conjugación de *Zygorhynchus moelleri*, una especie homotática: A, fase inicial, x 520 (obsérvese el tamaño desigual de los gametangios (gam) y el origen de éstos a partir de una sola rama); B, zigóspora madura, x 520.

encuentran moscas infectadas adheridas a ventanas o paredes y rodeadas por un halo blancuzco de esporas.

Zoopage y *Endocochlus* (orden zoopagales) capturan protozoos y otros pequeños animales y viven sobre ellos como parásitos obligados. La reproducción asexual se realiza por medio de conidios y, tanto éstos como las hifas, están provistos de superficies adhesivas. Las amebas que entran en contacto con estas superficies quedan fuertemente pegadas a ellas y son penetradas por hifas absorbentes.

RELACIONES ENTRE LOS FICOMICETES

De la clase ficomicetes, se han hecho algunas veces varias clases, a saber: quitridiomycetes, hifomitridiomycetes, oomicetes y dimastigomicetes. Este tipo de división surge como consecuencia de la importancia dada a la estructura y disposición de los flagelos en las formas provistas de células móviles. Con ello, cada uno de los grupos productores de células flageladas se coloca en una clase separada; sus semejanzas se atribuyen a convergencia evolutiva. Podemos llevar esta idea a su conclusión lógica y tratar cada grupo como una división independiente. Sin embargo, es posible que las formas con células móviles uniflageladas hayan procedido por evolución a partir de antecesores diflagelados. Hasta que se disponga de más información sobre la estructura de las células móviles y otras características de estos hongos, la

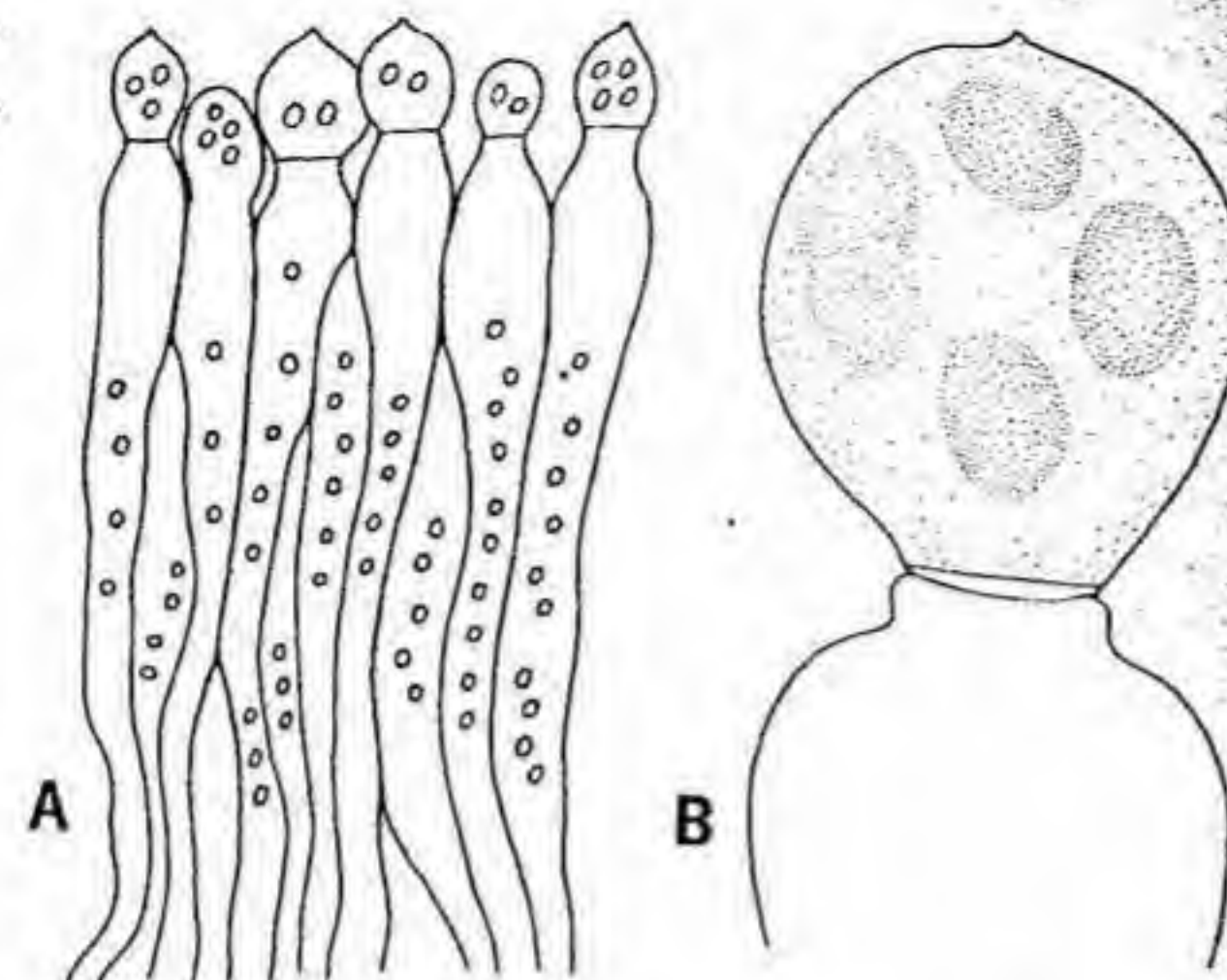


FIGURA 4-16 *Entomophthora muscae*: A, un grupo de conidióforos portadores de conidios; x 625; B, ápice del conidióforo con un solo conidio, x 3000.

división de la clase ficomicetes en varias clases (o divisiones) se considera por algunos como prematura y probablemente arbitraria.

Una idea, dominante en el pasado y sostenida todavía por algunos, es la de que los ficomicetes evolucionan a partir de antecesores algales. La base de esta idea se encuentra en el parecido en la forma y en la reproducción, que se encuentra en ciertas especies de los dos grupos. Por ejemplo, tanto los talos de *Saprolegnia* como los de *Vaucheria* (un alga xantoficea; véase cap. 13) son cenocíticos y tubulares; las estructuras reproductoras sexuales son también parecidas. Hay quien piensa que estos parecidos son superficiales y de poca importancia, pero algunos estudios recientes han agregado nuevos parecidos en lo que respecta a la ultraestructura de estos organismos. Sin embargo, con la posible excepción de las formas biflageladas, las pruebas de que se dispone actualmente no nos indican que exista ninguna relación estrecha entre la mayoría de los ficomicetes y las algas filamentosas. Muchos micólogos intuyen que los ficomicetes proceden de antecesores del tipo de los protozoos. Se ha dicho que organismos ameboidales que se reproducen por células flageladas, crisofíceas (véase cap. 10) y otros organismos, pueden ser los tipos ancestrales de los cuales evolucionaron los ficomicetes.

CLASE ASCOMICETES

Los ascomicetes constituyen un grupo extre-

madamente amplio y variado, caracterizado por la formación de ascas y de ascósporas durante las fases sexuales de su reproducción. Las ascas, que pueden ir o no precedidas por estructuras masculinas y femeninas reconocibles, constituyen el punto en donde se produce la cariogamia y la meiosis. A continuación de la meiosis o, más frecuentemente, después de una división mitótica que sigue a la meiosis, se forman las ascósporas. En los ascomicetes más evolucionados, las ascas se producen en estructuras complejas, denominadas ascocarpos o "cuerpos fructíferos".

Se conocen ascomicetes filamentosos y unicelulares. Son especialmente numerosos en hábitats terrestres, pero algunos de ellos se presentan en diversos medios acuáticos. Las especies terrestres crecen sobre diversos sustratos, entre los cuales se cuenta la madera, materiales queratínicos como plumas, cuernos y pelos, o sobre estiércol, suelo y alimentos. Unos cuantos son parásitos de plantas y animales, incluyendo el hombre.

Los ascomicetes más sencillos, dentro de los cuales están las levaduras y formas con ellas relacionadas, se sitúan en la subclase hemiascomicetidas. Muchos de ellos son unicelulares, y sus ascas no se alojan en ascocarpos. Las euascomicetidas tienen talos filamentosos y producen siempre ascocarpos.

SUBCLASE HEMIASCOMICETIDAS

Aunque unos pocos hemiascomicetes son parásitos, en su mayoría son saprobios. Abundan en el agua y en el suelo, sobre los frutos y en exudados que rezuman de las plantas heridas.

ORDEN ASCOIDEALES. Este orden comprende unas pocas especies que se encuentran en los exudados vegetales o sobre diversas plantas. *Ascoidea rubescens* crece sobre el "flujo viscoso" que rezuma de las heridas de los árboles y de otras plantas leñosas. Produce un micelio irregular septado, que posee células multinucleadas. Los ápices de algunas producen grandes conidios (fig. 4-17 A). Sobre otras hifas, la célula terminal se transforma en un asca (fig. 4-17 B). Se forman numerosas ascósporas en forma de sombrero, que son liberadas por la ruptura del ápice del asca. El crecimiento de la hifa se reanuda y se forma una nueva asca dentro de la pared abierta del anterior. Debido a esta proliferación continua, las bases de las ascas pueden quedar rodeadas por los

restos de diversas ascas anteriores. Este tipo de crecimiento se encuentra también en los zoosporangios de *Saprolegnia*. Esta y otras características han conducido a algunos a incluir a *Ascoidea* dentro de los ficomicetes y a considerar a las ascas como esporangios. Se desconocen los detalles completos del ciclo vital de *Ascoidea*.

Dipodascus uninucleatus (fig. 4-17 C-E) es una forma relacionada con la anterior, en la cual se ha puesto en claro el ciclo vital. En este caso,

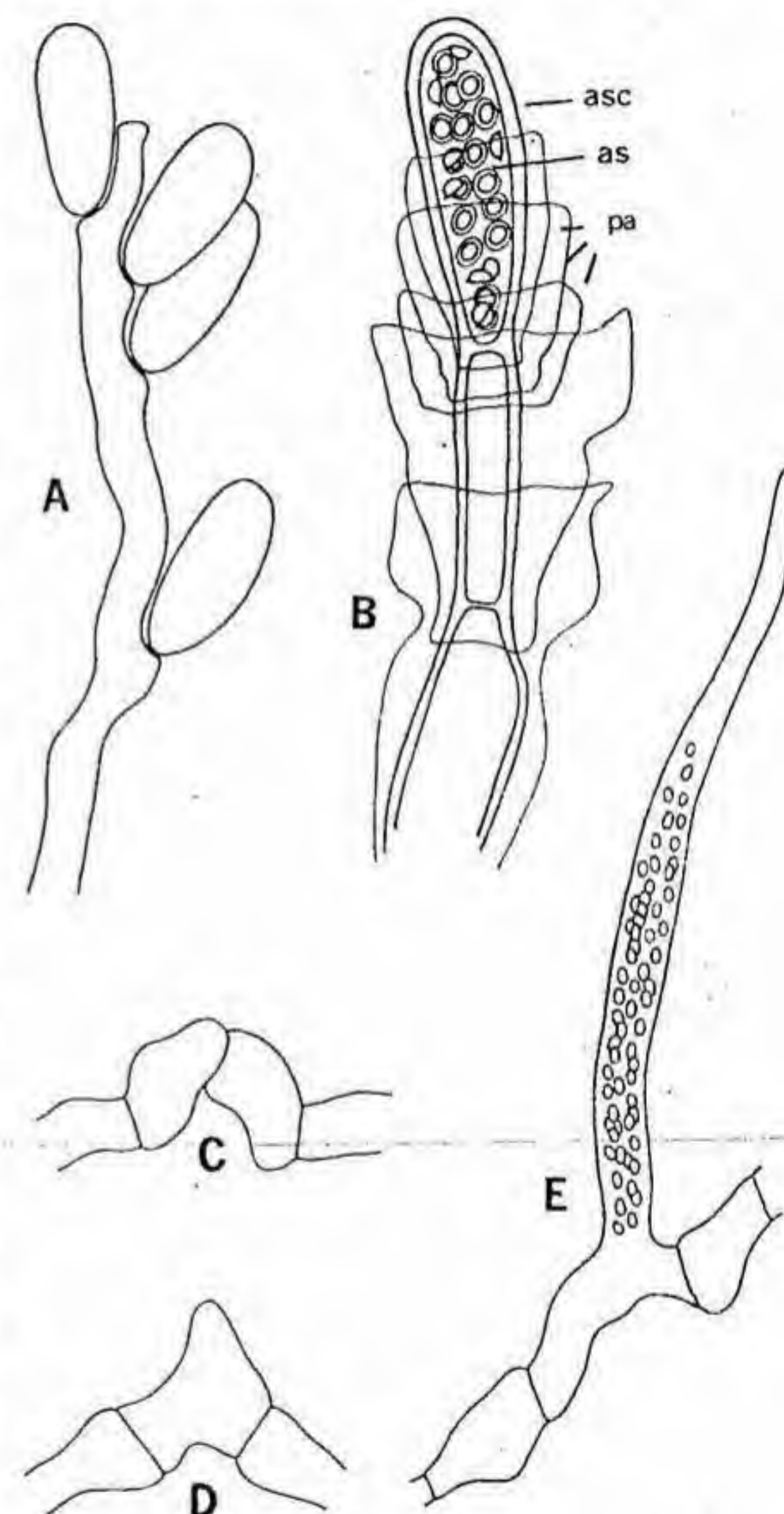


FIGURA 4-17 A, B, *Ascoidea rubescens*: A, conidios, x 865; B, asca con ascósporas, x 575; asc, asca; as, ascósporas; pa, paredes superpuestas de las ascas formadas anteriormente. C-E, *Dipodascus uninucleatus*: C, D, conjugación (C, x 2080; D, x 1500). E, asca madura con ascósporas en su interior, x 1500.

las hifas están divididas en segmentos uninucleados. Dos células adyacentes de una hifa fusionan entre sí y tiene lugar la cariogamia. La célula crece hasta formar una asca alargada, dentro de la cual la meiosis se ve seguida por un cierto número de divisiones mitóticas. Los numerosos núcleos pasan a formar parte de sendas ascósporas que al final son liberadas a través del ápice del asca. Las ascósporas germinan mediante tubos germinales.

ORDEN ENDOMICETALES. En este orden se incluyen formas filamentosas y unicelulares. Todas las especies filamentosas poseen ascas con ocho o menos ascósporas; de este modo, es fácil distinguirlas de los ascoideales. Sin embargo, la validez de una separación tan arbitraria como ésta es dudosa.

Dentro de las sacaramicetáceas están los ascomicetes más sencillos, las levaduras. Normalmente, no producen hifas, aunque en ciertas condiciones de cultivo se producen filamentos cortos. Debido a que la producción de hifas es, al parecer, un carácter vestigial de las levaduras, se considera que han descendido de antecesores filamentosos. Las paredes celulares de las levaduras están compuestas por mananas, proteínas y otras sustancias.

Desde que Pasteur descubrió en el siglo pasado que las levaduras y otros microorganismos son responsables de las fermentaciones, este grupo ha sido objeto de intenso estudio. Un cierto número de especies, entre las cuales cabe incluir *Saccharomyces cerevisiae* y *S. ellipsoideus*, pueden vivir anaeróbicamente. En estas condiciones, no pueden respirar completamente los azúcares, pero los convierten en alcohol etílico y bióxido de carbono. De esta forma se produce el alcohol de las bebidas y, en buena parte, el alcohol industrial.

Saccharomyces cerevisiae, denominado comúnmente levadura del pan o levadura de cerveza, puede considerarse como uno de los organismos domesticados más importantes. Además de alcohol, esta especie proporciona vitamina D, efedrina, enzimas y otras sustancias. Se ha dedicado un gran volumen de trabajo al desarrollo y aislamiento de las cepas de esta especie más adecuadas para cada proceso industrial.

Al igual que en la mayoría de levaduras, en *Saccharomyces cerevisiae*, la reproducción asexual se realiza por gemación (fig. 4-18 A). En este proceso, se forma una pequeña protuberancia, que crece y normalmente se separa de la célula madre. Durante la formación de la yema, el

núcleo sufre una división, y uno de los núcleos hijos pasa a la yema que se está desarrollando. La naturaleza de la división nuclear es aún incierta; según parece, la membrana nuclear persiste durante el proceso de la división y no pueden apreciarse cromosomas bien individualizados.

Saccharomyces cerevisiae, es heterotálico, con dos cepas denominadas α y a ($\alpha + \gamma -$). La fusión de dos células haploides (plasmogamia) se ve pronto seguida por la cariogamia. Pero puede suceder que la gemación de la célula diploide continúe indefinidamente. En ciertas condiciones, una simple célula diploide puede funcionar como una asca. Tiene lugar la meiosis y se forman cuatro ascósporas (fig. 4-18 B). No se conoce ningún mecanismo especial de dehiscencia; las esporas acaban siendo liberadas después de la destrucción de la pared del asca. Cuando las esporas germinan, se vuelve a producir la gemación.

Las fases de gemación haploide y diploide encontradas en *Saccharomyces cerevisiae* faltan en todas las demás levaduras. Por ejemplo, en *Saccharomyces ludwigii*, la conjugación tiene

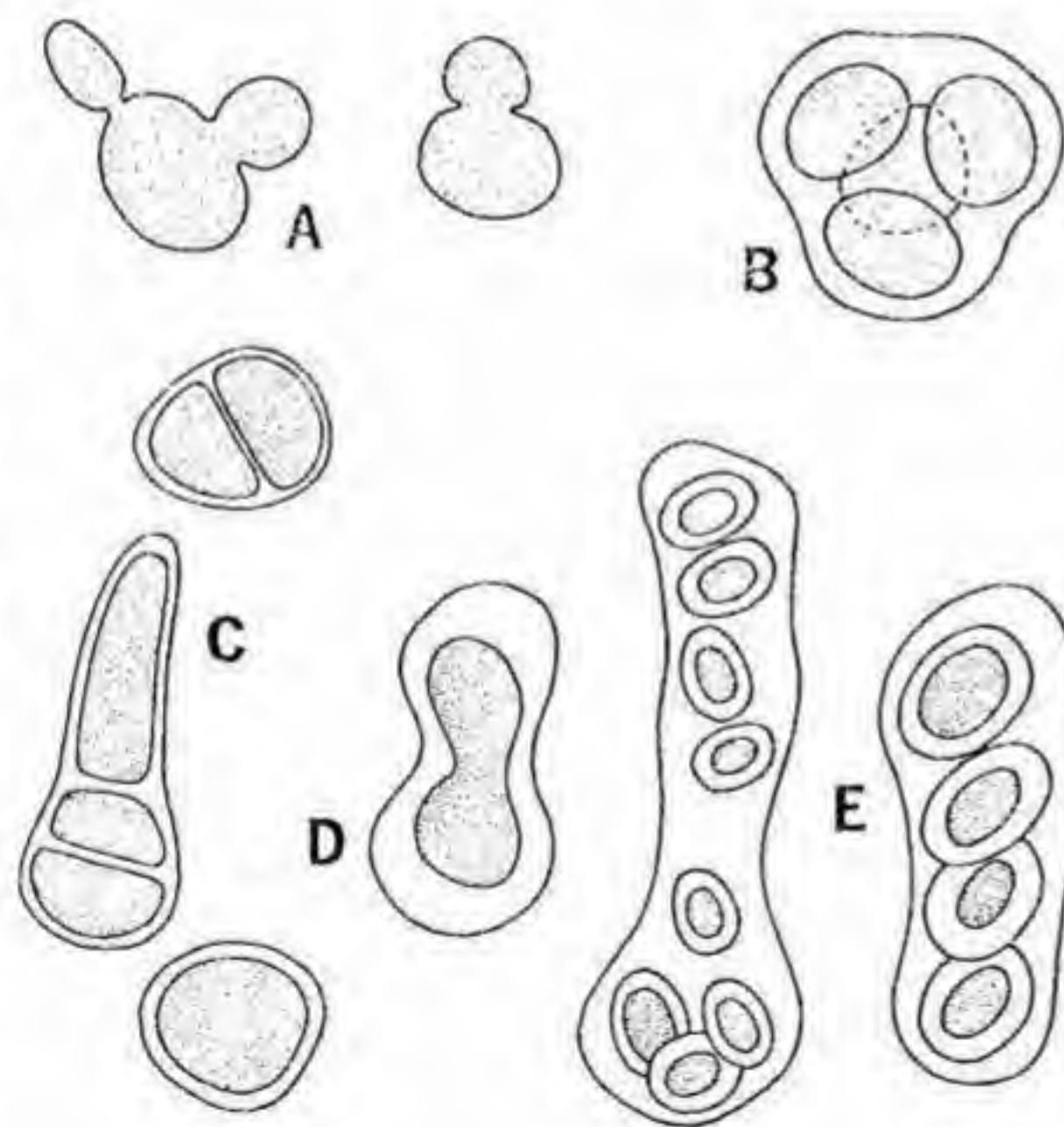


FIGURA 4-18 A, B, *Saccharomyces cerevisiae*: A, células en gemación, $\times 3500$; B, asca madura con ascósporas, $\times 5250$. C-E, *Schizosaccharomyces octosporus*: C, células vegetativas, dos de las cuales están divididas por paredes transversales, $\times 2300$; D, cigoto joven formado por conjugación de dos células, $\times 2300$; E, ascas maduras con ascósporas, $\times 2300$.

lugar antes de la germinación de las ascósporas, mientras están todavía dentro del asca, en donde dan origen a yemas diploides. El ciclo vital de esta especie es por ello diploide, excepto en la fase de ascóspora. Las células de *Schizosaccharomyces octosporus* (fig. 4-18 C-E) conjugan inmediatamente antes de la formación del asca, y la fase diploide queda limitada al cigoto. Esta última especie se reproduce asexualmente por escisión de sus células y no por gemación.

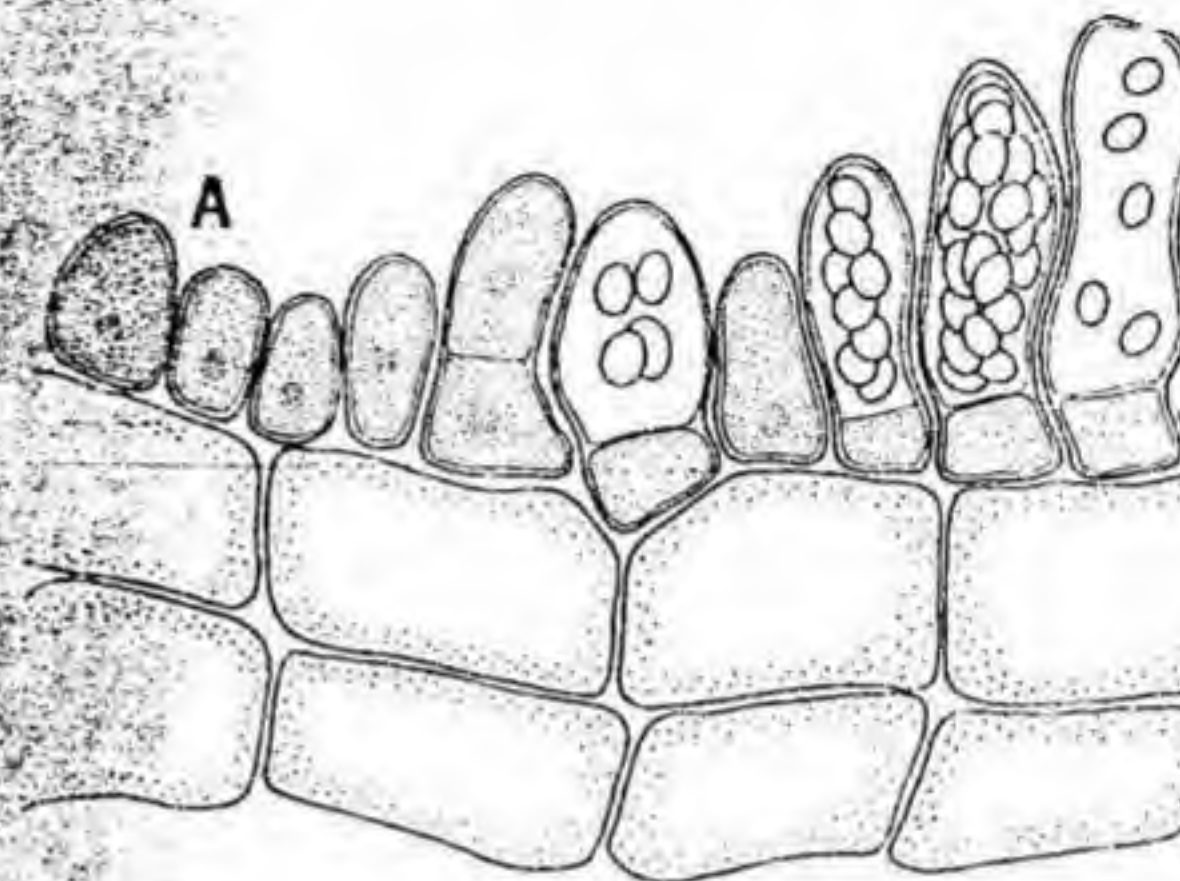


FIGURA 4-19 *Taphrina deformans*: A, corte de una hoja de melocotonero infectada mostrando ascas en diversas fases de su desarrollo, $\times 895$; B, hojas de melocotonero infectadas por *Taphrina deformans*, $\times 0,66$ (obsérvese el característico encurvamiento y distorsión de la hoja).

ORDEN TAFRINALES. Este orden comprende un único género, *Taphrina*, cuyas especies son parásitas de plantas vasculares. Una de las especies más conocidas es *T. deformans*, que provoca el rizado de las hojas del melocotonero (fig. 4-19 A, B). Las hifas de *T. deformans* penetran entre las células de las hojas del hospedante y también entre las de las ramitas y de otras partes. Es característico que su presencia produzca un crecimiento anormal de los tejidos del hospedante. Las hifas producen ascas sobre la superficie de la porción del hospedante infectada. En *Taphrina* es frecuente que las ascósporas empiecen a dividirse por gemación mientras están todavía en las ascas. Al parecer ésta es la forma normal de germinación de las ascósporas de la mayoría de las especies, y, en cultivos, pueden mantenerse indefinidamente colonias en gemación. La conjugación se realiza por formación de cortos tubos, aunque la germinación no viene inmediatamente seguida por la cariogamia. El micelio que se forma es septado y cada una de sus células contiene un par de núcleos compatibles sexualmente. Esta fase dicariótica se mantiene hasta que se producen las ascas. La cariogamia y la meiosis tienen lugar en el interior de las ascas.

SUBCLASE EUASCOMICETIDAS

Las euascomicetidas, al igual que muchos basidiomicetes, producen estructuras esporuladoras complejas, llamadas esporocarpos. En los ficomicetes, la unión de dos gametos o de los núcleos gaméticos es pronto seguida por la formación de un talo diploide único o de una espora perdurante. Sin embargo, en las euascomicetidas y en los basidiomicetes, el equivalente de la singamia queda dividido en dos fases. La primera de ellas, denominada plasmogamia, se produce cuando fusionan los protoplastos de dos células. La sigue el apareamiento, aunque no la fusión, de los núcleos compatibles. Los pares de núcleos se dividen mitóticamente, con lo que se producen hifas con numerosas células binucleadas. Esta fase dicariótica tiene una duración limitada en las euascomicetidas y se presenta solamente durante la formación del ascocarpo. En la mayoría de los basidiomicetes, el micelio dicariótico puede persistir de forma indefinida. En ambos grupos, la mayoría de los pares de núcleos acaba realizando la cariogamia o fusión nuclear. Esta constituye la segunda fase de la singamia.

FASE ASIMILADORA. Todos los euascomicetes poseen una fase asimiladora bien desarrollada, constituida por filamentos. Sus hifas están septadas de modo regular y en todos los grupos estudiados se encuentra quitina. Los septos se desarrollan desde la periferia hacia el interior, pero no llegan a completarse. Queda siempre un pequeño poro central a través del cual se establece la continuidad del citoplasma de célula en célula (fig. 4-20). Cada una de las células contiene de uno a varios núcleos. Dichos núcleos sufren a veces un transporte de una a otra célula, al parecer por obra de las corrientes citoplasmáticas. El micelio de la mayoría de los euascomicetes se encuentra inmerso en el sustrato, y sólo son visibles las estructuras reproductoras.

FIGURA 4-20 Esquema de un corte a través de un septo de un euascomicete mostrando el polo central.

determinadas del talo. Cualquiera de los tipos nucleares que se encuentran en dichos talos pueden quedar incorporados a conidios y ser llevados lejos del talo que los ha originado. Los micelios que se desarrollan a partir de dichos conidios pueden diferir genotípicamente de los tipos parentales.

Los términos **parasexualidad** o **ciclo parasexual** se aplican al grupo de procesos que acabamos de describir (heterocariosis, cariogamia, recombinación, segregación mediante entrecruzamiento mitótico y haploidización). El ciclo parasexual fue descubierto por primera vez en *Emeticella (Aspergillus) nidulans* por Pontecorvo y Roper. A partir de entonces se ha descubierto en un cierto número de formas no relacionadas entre sí, por lo cual se considera que es común entre los hongos superiores.

Los beneficios, tanto de la heterocariosis como de la parasexualidad, son sorprendentes. La primera convierte al micelio en un diploide (o poliploide) funcional, puesto que todos los núcleos ejercen su influencia en la hifa en fase de desarrollo. El número de núcleos genéticamente distintos que pueden estar presentes es muy grande, puesto que la fusión de hifas somáticas (asimiladoras) es común en muchos hongos. Los resultados de la parasexualidad son parecidos a los de la reproducción sexual. Sin embargo, los procesos parasexuales pueden tener lugar al mismo tiempo en el micelio en fase de desarrollo, mientras que la reproducción sexual es frecuente que se realice sólo en condiciones nutricionales y ambientales muy determinadas. Es también notable el hecho de haberse encontrado el ciclo parasexual en hongos desprovistos de fase sexual conocida (deuteromicetes).

REPRODUCCION ASEXUAL. La reproducción asexual de los euascomicetes se realiza normalmente mediante conidios. Son éstos partes de las hifas o de ramas especiales fácilmente separables, los conidióforos, y se producen de varias maneras (fig. 4-21 A, B). Los conidióforos de algunos

euascomicetes se forman dentro de estructuras en forma de botella (fig. 4-21 C) denominadas **picnidios** o en estructuras discoidales denominadas **acérvulos** (fig. 4-21 D).

Las fases conídicas constituyen fases de repetición o de reinfección en muchos ascomicetes parásitos, por ejemplo, *Venturia inaequalis* y diversas especies de esclerotiniáceas. Durante la fase de crecimiento del hospedante, los conidios se producen en grandes números e infectan nuevos ejemplares de éste. La fase sexual de muchas de estas especies madura en primavera y sirve de inicio a la cadena de infecciones.

Asimismo, las fases asexuales son las que se encuentran con mayor frecuencia en muchas especies saprofíticas. La producción de una gran abundancia de esporas asexuales y la posibilidad de actividad parasexual antes de su formación son, sin duda alguna, de gran importancia de cara a la evolución y a la supervivencia de dichos hongos.

REPRODUCCION SEXUAL. El número de euascomicetes cuya reproducción sexual ha sido estudiada a fondo es relativamente pequeño. En los casos estudiados, tanto las estructuras reproductoras masculinas como femeninas (o las estructu-

ras designadas con este nombre) suelen encontrarse en un mismo talo (fig. 4-22 A). Este talo puede ser capaz de reproducirse sexualmente por sí mismo; dichas especies se pueden designar mejor como hermafroditas dotadas de autofertilidad, aunque hay quien ha designado inexactamente a estos fenómenos con el nombre de homotalismo. De modo alternante, suele ser necesaria la fertilización cruzada con un talo de la misma especie; este tipo de especies debe considerarse mejor como hermafroditas y autoestériles, aunque hay quien las ha considerado inexactamente como un caso del "heterotalismo".

Los gametangios de algunas especies son prácticamente idénticos y con forma de hifa. Sin embargo, el gametangio femenino o **ascogonio** es casi siempre un poco más grande que el anteridio (fig. 4-22 A). Con frecuencia, el ascogonio está rematado por un apéndice tubular, la **tricógina**. En algunas especies, otras estructuras realizan la función del anteridio. En otros casos, no se han encontrado anteridios o no se ha observado que éstos sean funcionales.

En especies dotadas de ascogonios y de anteridios, la plasmogamia se realiza de modo característico por fusión de la tricógina con el anteridio (fig. 4-22 B). A continuación, tiene lugar la transferencia nuclear desde el anteridio, siguiendo la tricógina, hasta el ascogonio. En algunas especies es un único núcleo el que es transferido; en otras, los núcleos que pasan al ascogonio son varios. Dentro del ascogonio los núcleos compatibles forman pares estrechamente asociados, pero no se realiza la cariogamia. Los pares de núcleos compatibles, o dicariones, pueden sufrir una serie de divisiones mitóticas, que se denominan **divisiones conjugadas**. En ellas los componentes de una pareja se dividen simultáneamente. A partir de la superficie del ascogonio se desarrollan hifas, a cuyo interior pasan las parejas de núcleos (fig. 4-22 C). Dichas hifas, denominadas **hifas ascógenas**, continúan alargándose y pronto se forman en ellas paredes transversales. Las células próximas al ascogonio pueden ser multinucleadas, pero las que se encuentran más allá son dicarióticas.

En algunas especies carentes de anteridios, se producen **espermogonios** (pequeñas estructuras en forma de botella que contienen un gran número de **espermátóforos**) o **espermátóforos** individuales; los espermátóforos llevan diminutos cuerpos esporiformes, los **espermacios**, que son dispersados por los insectos, el agua o las corrientes de aire. Cuando un espermacio establece contacto con la tricógina se produce la plasmogamia y el

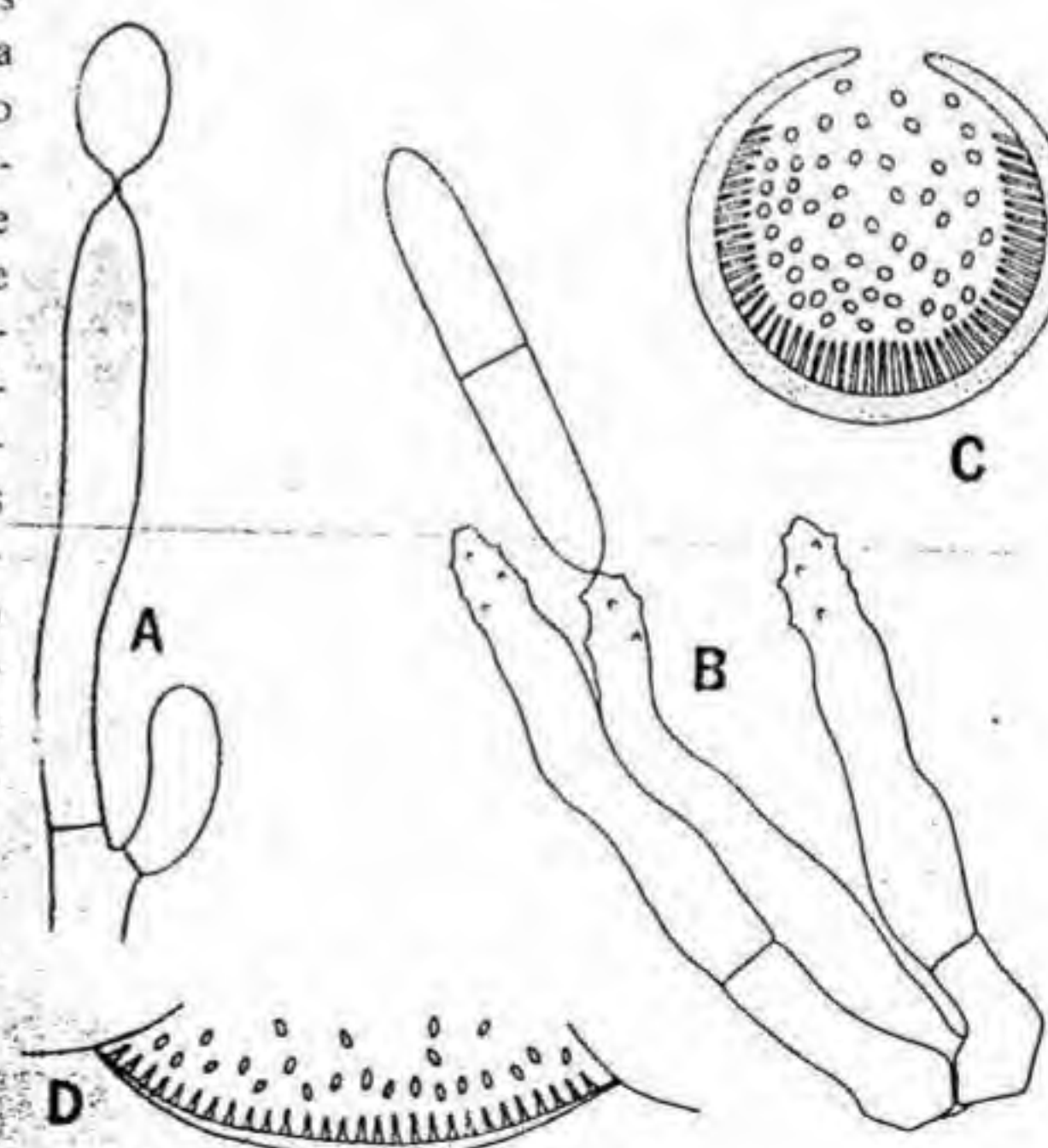


FIGURA 4-21 Reproducción asexual de los euascomicetes. A, B, conidióforos y conidios: A, x 1500; B, x 2750; C, D, esquemas de un picnidio (C) y un acérvulo (D), con numerosos conidióforos y conidios.

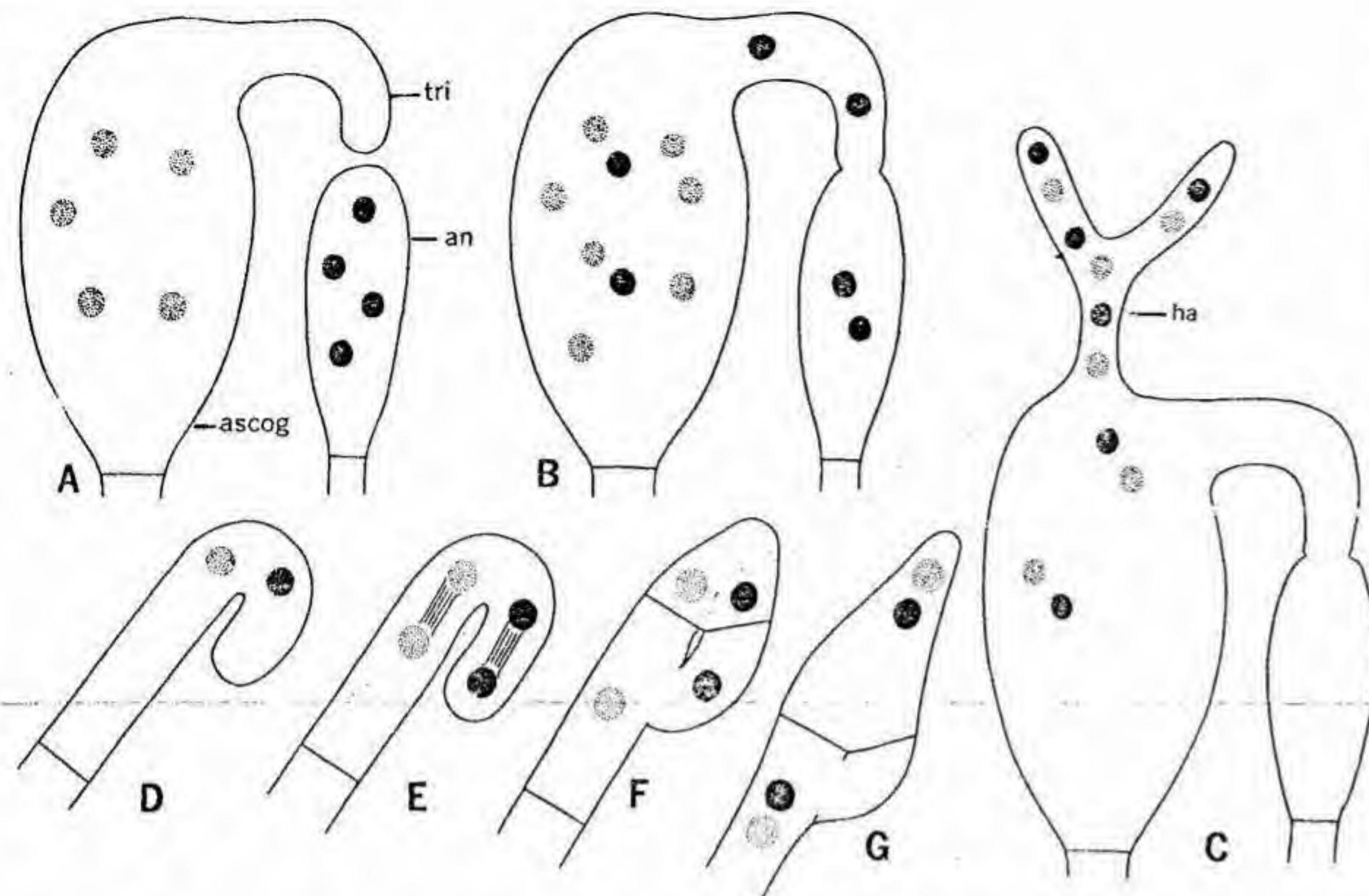


FIGURA 4-22 A-C, estructuras sexuales y plasmogamia: A, ascogonio (*ascog*) con tricógina (*tri*) y anteridio (*an*); B, núcleos emigrando desde el anteridio al ascogonio a lo largo de la tricógina; C, pares de núcleos, o dicariones, desplazándose hacia el interior de las hifas ascógenas (*ha*); D-G, formación de un uncínulo: D, gancho; E, división nuclear; F, formación de paredes transversales; G, continuación del crecimiento de la hifa a partir de la célula apical (célula penúltima) del uncínulo.

núcleo del espermacio penetra en el ascogonio. La espermatización, como se denomina a este fenómeno, va seguida por un desarrollo parecido al que tiene lugar cuando existen anteridios. En algunas especies heterotálicas y homotálicas, la transferencia nuclear se realiza por fusión de hifas asimiladoras; esto se denomina **somatogamia**.

A medida que van formándose nuevas células en el extremo de las hifas ascógenas, suele producirse con frecuencia un proceso denominado **uncinulación** (fig. 4-22 D-G). La célula apical de una de estas hifas se incurva hacia atrás, formando un amplio gancho. Los dos núcleos se desplazan hasta la curva de dicho gancho y una vez allí se dividen mitóticamente. Una vez realizada esta división, dos de los núcleos hijos permanecen en la curva, un tercero se encuentra en el ápice de la hifa y el cuarto ocupa la base de la célula. Se depositan entonces dos septos, uno de los cuales separa el ápice o última célula de una segunda que constituirá la célula penúltima. Dos de las

células así formadas, la última y la basal, son uninucleadas, mientras que la penúltima es binucleada.

Pero las células basal y última fusionan entre sí formando otra célula binucleada. Si el crecimiento de la hifa se reanuda, la célula penúltima vuelve a experimentar los cambios descritos, con lo cual se forma un nuevo gancho o uncínulo cada vez que se forma una nueva célula. Se supone que cada uno de los dos núcleos de cada célula de una hifa ascógena han derivado de los núcleos originariamente presentes en el anteridio y en el ascogonio respectivamente. En último término, las células apicales de las hifas ascógenas funcionan como células madres del asca, formando una estructura de este tipo (fig. 4-23 A-E).

EL ASCA. Dentro de la célula madre del asca, los dos núcleos haploides se unen, la célula madre del asca aumenta de tamaño y tiene lugar la meiosis. En la mayoría de los ascomicetes, la

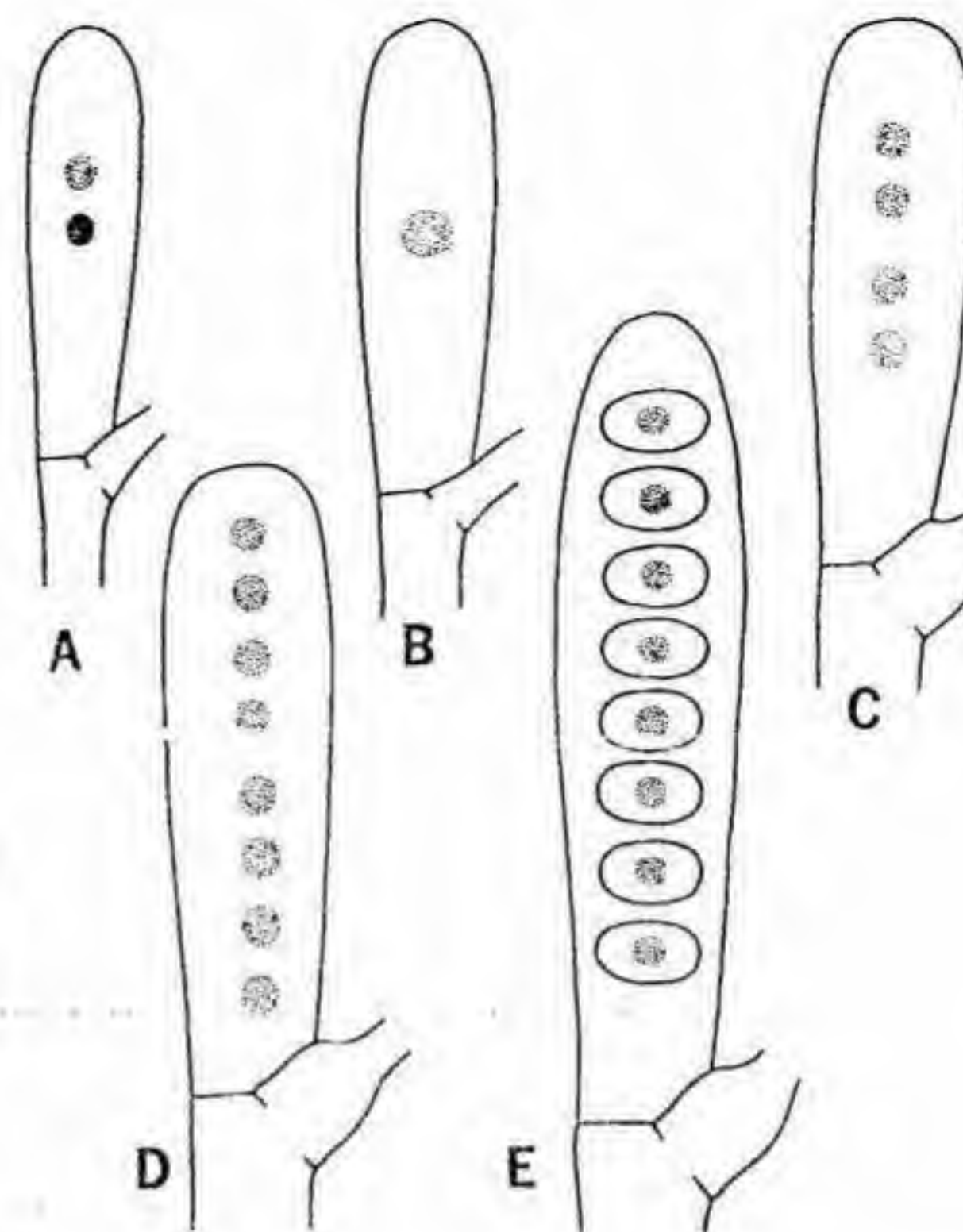


FIGURA 4-23 Desarrollo del asca: A, célula madre del asca, dicariótica; B, cariogamia; C, D, divisiones meiótica y mitótica, que dan como resultado un asca con ocho núcleos; E, asca madura, cada uno de los núcleos se rodea por una pared para formar ascósporas.

meiosis viene seguida por una división mitótica, con lo cual se produce un asca con ocho núcleos. A continuación, se forman las paredes celulares, que rodean al núcleo y a una porción del citoplasma próximo. Las células que se forman de este modo son las ascósporas.

Se considera que las características de las ascas son básicas para determinar las relaciones dentro de este gran grupo de hongos (fig. 4-24 A-D). En la mayoría de las euascomicétidas, las ascas poseen una sola pared y se denominan **unitunicadas**; en otras, la pared del asca es doble y se denominan **bitunicadas**. En los tipos unitunicados, las ascósporas se liberan de varias formas distintas. Algunas ascas se abren mediante un pequeño opérculo preformado para permitir la descarga de las esporas. A diferencia de estas formas **operculadas**, las ascas de las formas **inoperculadas** se abren mediante la ruptura irregular de la pared apical del asca. Otras especies poseen ascas en las que existe un pequeño canal que

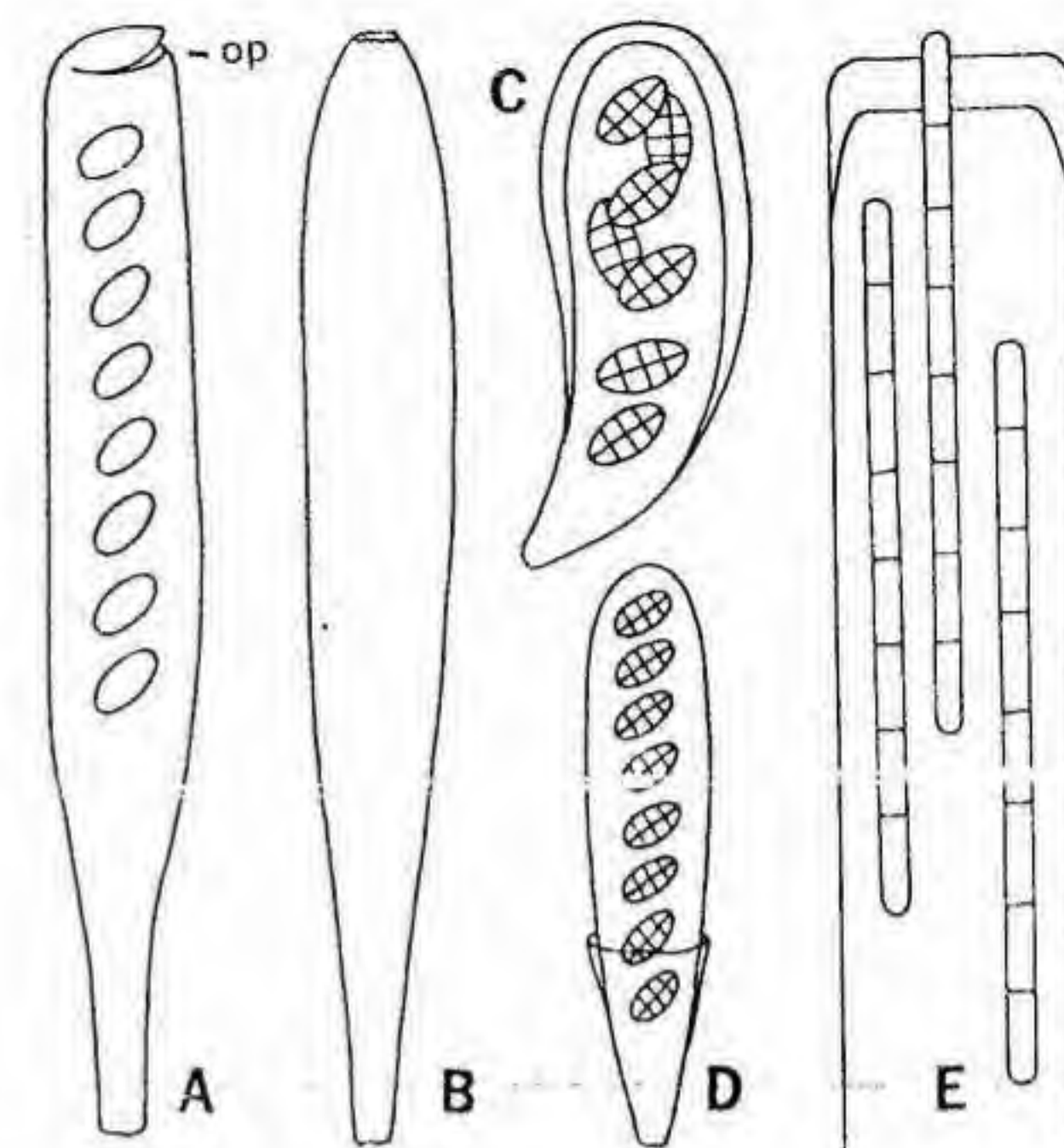


FIGURA 4-24 Tipos de asca: A, asca operculada (*op*, opérculo); B, asca inoperculada, con una abertura irregular; C, asca bitunicada antes de la ruptura de la pared externa; D, asca bitunicada con la pared interna proyectándose fuera de la pared externa desgarrada; E, asca con un poro apical a través del cual las esporas son eyectadas una tras otra.

atraviesa su ápice; las esporas de estas especies son disparadas una por una a través de este poro (fig. 4-24 E).

DESARROLLO DEL ASCOCARPO. El desarrollo del ascocarpo (esporocarpo) se inicia, de modo característico, un cierto tiempo después de la plasmogamia. El ascocarpo está formado por hifas, que crecen hacia arriba a partir de las que llevaban los anteridios y los ascogonios. Así, el ascocarpo propiamente dicho está formado por hifas haploides, al igual que todas las estructuras estériles del ascocarpo. Las hifas ascógenas son los únicos filamentos dicarióticos que se encuentran presentes. En algunas especies, los primordios de cada ascocarpo se encuentran ya antes de que tenga lugar la plasmogamia; sin embargo, su desarrollo para formar ascocarpos maduros sólo puede tener lugar después de la plasmogamia.

Los tipos de ascocarpos más frecuentes (fig. 4-25 A-D) son: 1) **cleistotecios**, en los cuales las ascas se encuentran completamente encerradas; 2) **peritecios**, en los cuales las ascas están

encerradas con la excepción de una pequeña abertura u ostiolo; 3) apotecios, con las ascas completamente expuestas al llegar a la madurez, y 4) ascostromas de formas diversas. En la figura 4-25 A-D, se indican también las posiciones relativas de los anteridios y de los ascogonios dentro de estos tipos de ascocarpo.

Los ascocarpos se producen mediante el crecimiento y desarrollo sincrónico de un cierto número de filamentos de hifas particulares. Así, la estructura resultante no está compuesta por tejidos comparables a los de la mayoría de los demás organismos superiores. Si los filamentos hifales se mantienen más o menos identificables dentro de los ascocarpos maduros, se dice que la estructura es **prosenquimática** (fig. 4-26 A). Sin embargo, si algunas células de las hifas adquieren forma redondeada y quedan fuertemente empaquetadas formando una masa parecida a un tejido, se dice que el ascocarpo es **pseudoparenquimático** (fig. 4-26 B).

Los cleistotecios tienen paredes que pueden ser prosenquimáticas o pseudoparenquimáticas. En el interior del cleistotecio, las hifas ascógenas (y las ascas) suelen estar dispersas en todos los niveles. La mayoría de los cleistotecios no superan un milímetro de diámetro, aunque se conocen formas mayores. Lo típico es que los peritecios sean pseudoparenquimáticos y aproximadamente del mismo tamaño que los cleistotecios; poseen un poro apical, el ostiolo, por el cual se liberan las esporas. Las hifas ascógenas y las ascas se encuentran más o menos limitadas a la parte basal del peritecio. Ciertas hifas estériles, denominadas **paráfisis**, crecen con frecuencia entre las ascas superándolas en longitud, y estructuras parecidas, denominadas **perífisis**, revisten el canal del ostiolo.

El apotecio tiene las ascas dispuestas en una capa continua, el himenio, que está completamente abierto y expuesto al llegar a la madurez. Normalmente, los apotecios son discoidales o cupuliformes y en algunas especies son estipitados. En algunos apotecios estipitados, la porción fértil no es ni cupulada ni discoidal y se denomina **píleo**.

Un **estroma** es una masa de células fúngicas de tamaño variado, o de dichas células unidas a materiales del sustrato. Típicamente es pseudoparenquimático y suele ser más bien denso. Un **ascostroma** es un estroma en el cual se forman cámaras que contienen ascas. Estas cámaras o **lóculos**, que aparecen después del desarrollo estromático, son cavidades desprovistas de pared.

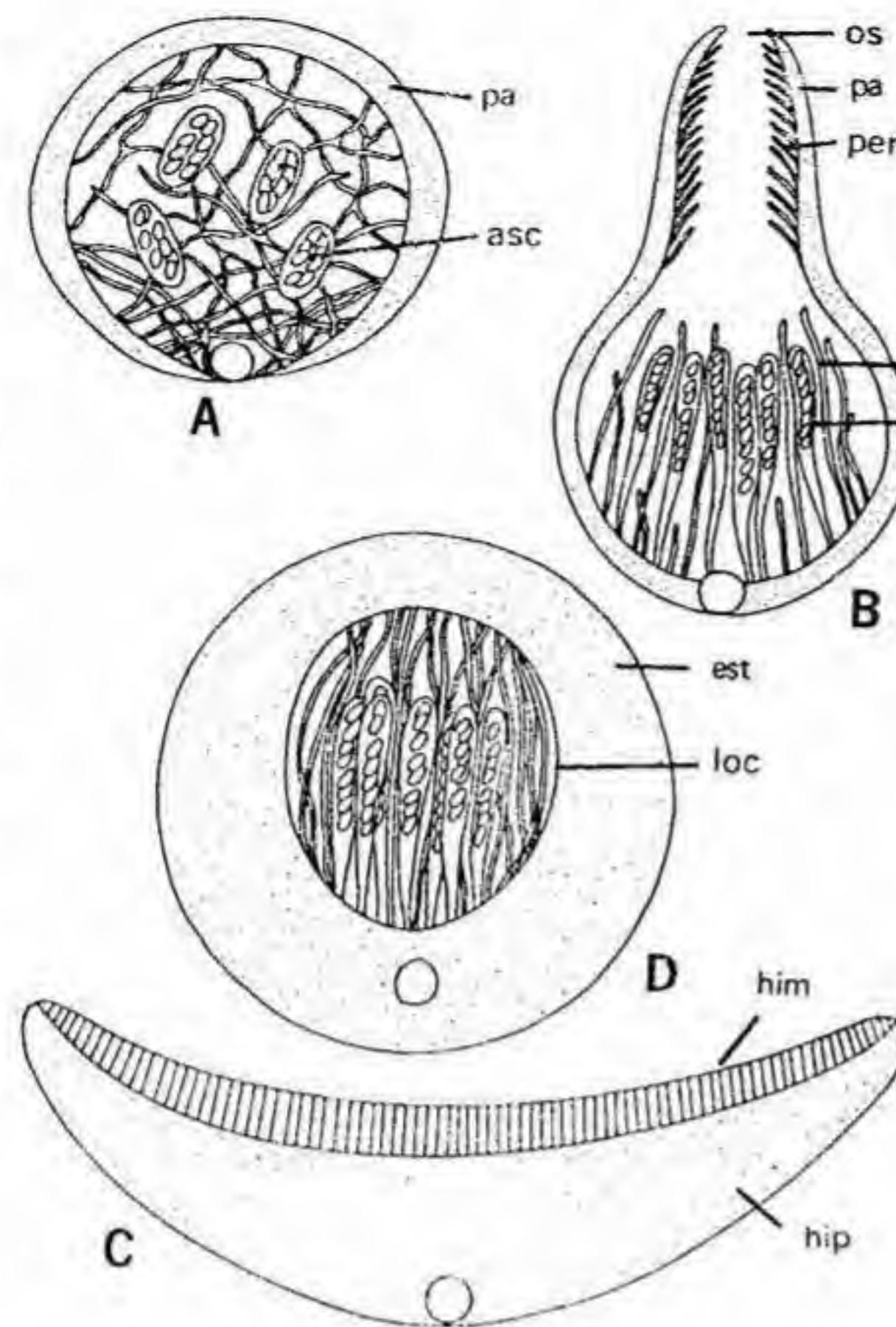


FIGURA 4-25 Los diversos tipos de ascocarpos más frecuentes: A, cleistotecio (*pa*, pared; *asc*, asca); B, peritecio (*os*, ostiolo; *pa*, pared; *per*, perífisis; *par*, paráfisis; *asc*, asca); C, apotecio (*him*, himenio; *hip*, hipotecio); D, ascostroma (*est*, estroma; *loc*, lóculo). Nota: los círculos claros que pueden verse en cada una de las estructuras indican las posiciones aproximadas de los ascogonios y de los anteridios.

Algunos ascomicetes pueden tener peritecios o apotecios, incluidos en estromas o dispuestos sobre su superficie. Otros producen sus ascocarpos sobre estructuras denominadas **esclerocios**, que tienen una forma y función regulares, en la mayoría de los casos como estructuras invernantes. Existe poca dificultad para distinguir las formas ascostromáticas de las formas periteciales, puesto que los peritecios tienen paredes claramente individualizadas, aunque se encuentren incluidos en un estroma. Dichas paredes faltan en los lóculos y, en la mayoría de los casos, se pueden distinguir también por poseer ascas bitunicadas.

CICLO VITAL. Aunque en la estructura y en la

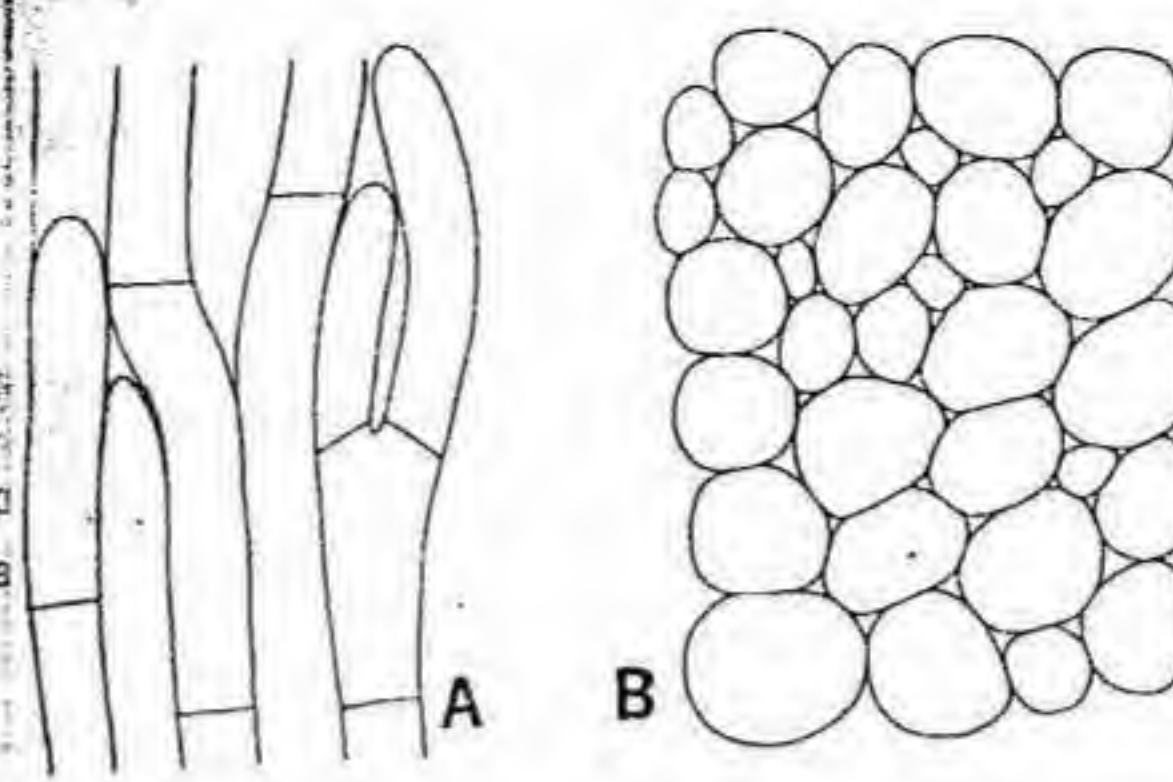


FIGURA 4-26 Disposición de las células: A, prosenquima; B, pseudoparenquima.

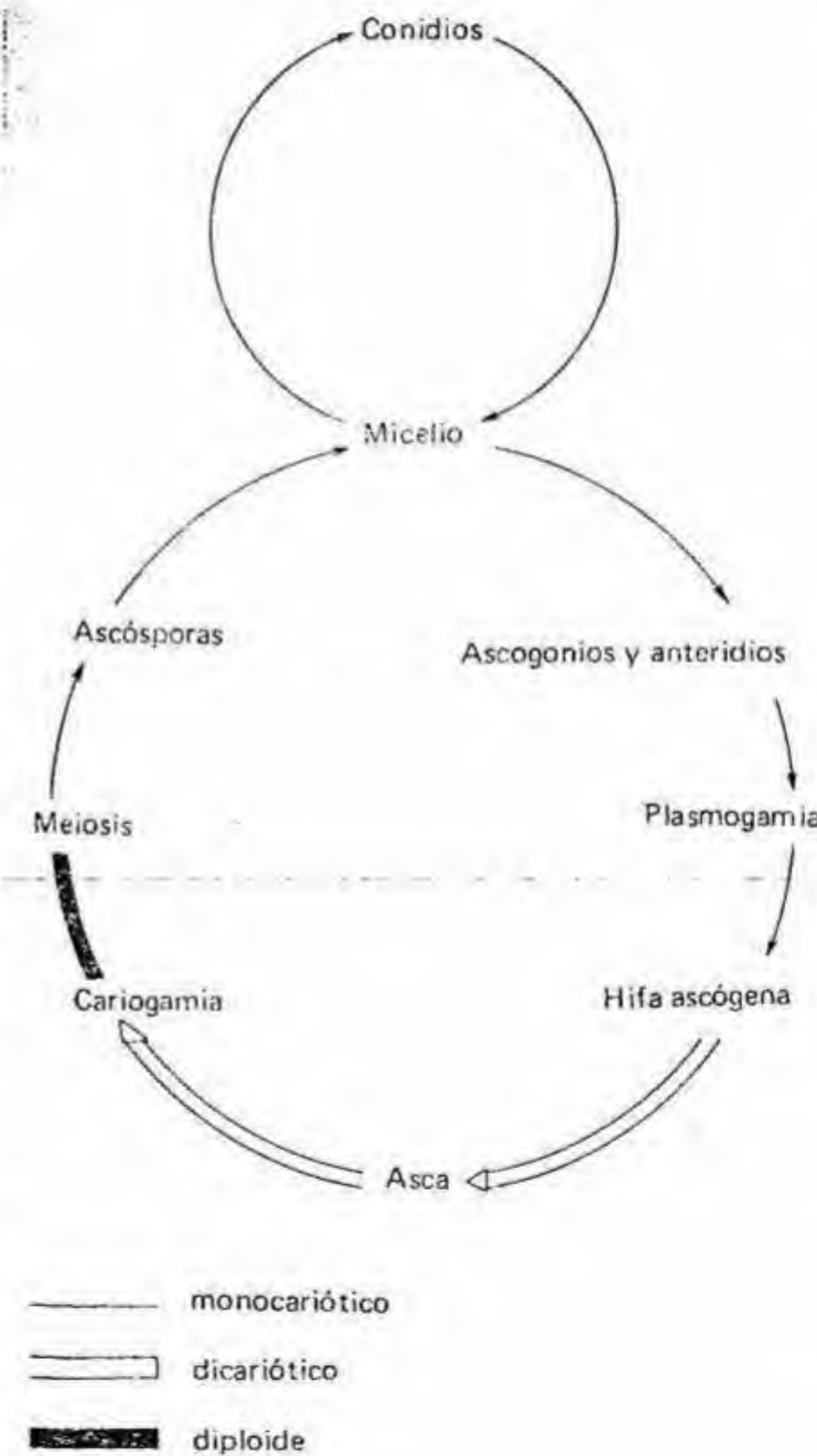


FIGURA 4-27 Ciclo vital típico de los eusomicetes.

forma de los eusomicetes encontramos una amplia variación, el ciclo vital de dichos hongos suele seguir un esquema parecido (fig. 4-27). Muchas especies producen conidios, pero sólo unas pocas (por ejemplo, *Sordaria fimicola*) se reproducen solamente de modo sexual. Las formas productoras de conidios no presentan una alternancia obligada de fases sexuales y asexuales. Por el contrario, los dos tipos de reproducción pueden tener lugar simultáneamente en un solo talo o, con mayor frecuencia, en los talos jóvenes se producen conidios y, más tarde, ascocarpos.

La subclase eusomicetidas constituye el mayor grupo de hongos verdaderos. Comprende unos 15 órdenes generalmente aceptados y unos 1800 géneros válidos. En conjunto, este grupo es poco conocido y no existe ningún sistema de clasificación ampliamente aceptado para él. Dividiremos el grupo en cuatro series: plectomicetes, pirenomicetes, loculoascomicetes y discomicetes. Están caracterizados por los ascocarpos de los tipos cleistotécico, peritécico, ascostromático y apotecial, respectivamente. Estos nombres no tienen categoría taxonómica oficial, tal como los usamos aquí, pero son útiles para designar los grandes grupos de ascomicetes.

Plectomicetes

ORDEN EUROTIALES. Los plectomicetes más sencillos poseen cleistotecios constituidos por hifas laxamente entrelazadas. *Arthroderma* (fig. 4-28) y otros miembros de las gimnoascáceas poseen ascocarpos de este tipo. Las ascas se disuelven cuando el ascocarpo madura, y las ascósporas pasan a continuación a través de los filamentos laxos de la pared del cleistotecio. Estos hongos se encuentran con frecuencia sobre sustancias queratinicas, como plumas, cuernos y pelo. Algunas especies se consideran responsables de algunas enfermedades fúngicas que atacan al hombre.

Las eurotiacias, relacionadas con las anteriores, comprenden un cierto número de las especies de hongos más intensamente estudiadas. Tienen considerable importancia económica debido a que algunas de ellas son beneficiosas y otras dañinas. Algunas de ellas producen ácidos orgánicos, antibióticos y otras sustancias de gran valor. Otras son responsables del deterioro o de la destrucción de un cierto número de mercancías, entre las cuales se incluyen los alimentos almacenados, artículos de cuero y lentes de precisión. Unas

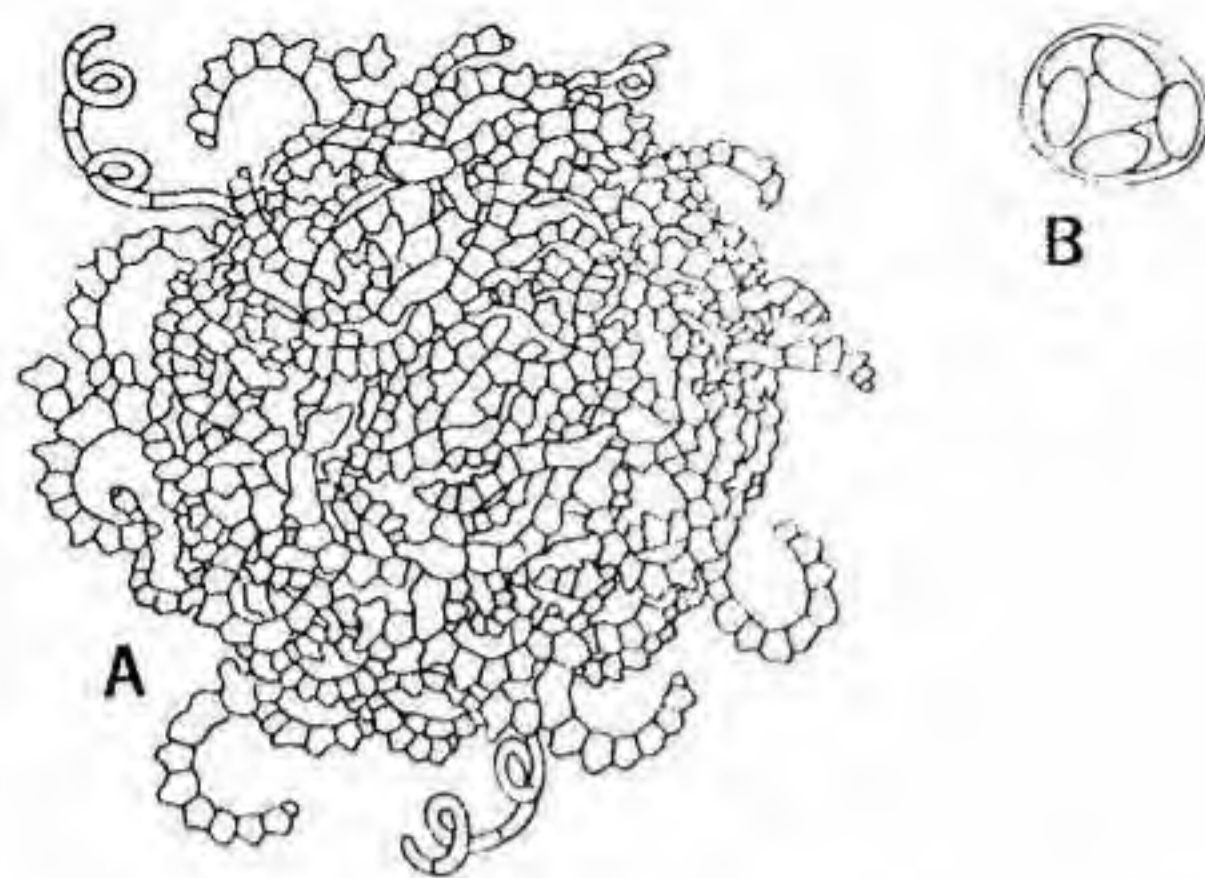


FIGURA 4-28 *Arthroderma curryi*: A, esquema del aspecto del cleistotecio, X 605; B, asca con ascósporas, X 2750.

pocas están relacionadas con enfermedades humanas.

La fase imperfecta, o fase conídica, de estos hongos se encuentra con especial frecuencia. Los conidióforos de *Talaromyces* (fig. 4-30) y de *Carpenites* son del tipo *Penicillium* (fig. 4-29 A). Su nombre procede del latín *penicillum*, que significa pincelito. Los conidióforos de *Eurotium* y *Emericella* son del tipo *Aspergillus* (fig. 4-29 B), así denominado debido a su parecido con un hisopo. Sobre los conidióforos de estos hongos se forman numerosos y diminutos conidios, que son dispersados por las corrientes de aire. Las masas de conidios les confieren las coloraciones verdosas o azuladas características de las colonias de muchas de sus especies.

En *Talaromyces vermiculatus* (fig. 4-30 A-D) se producen ascogonios y anteridios en ramificaciones hifales separadas, pertenecientes a un mismo micelio. Aunque tenga lugar la plasmogamia, se ha citado el hecho de que el núcleo anteridial no es transferido al ascogonio. El ascocarpo procede de las hifas que crecen alrededor de las estructuras sexuales. Son éstas las que producen un cleistotecio esférico, las paredes del cual están compuestas por hifas entrelazadas. Las hifas ascógenas producen numerosas ascas distribuidas por el interior del cleistotecio, las cuales se desintegran por deliquescencia cuando las esporas alcanzan la madurez. Las ascósporas quedan libres al final gracias a la dehiscencia irregular de las frágiles paredes del cleistotecio.

Los ascocarpos de *Eurotium* (fig. 4-30 E) se desarrollan al igual que en *Talaromyces*. Sin em-

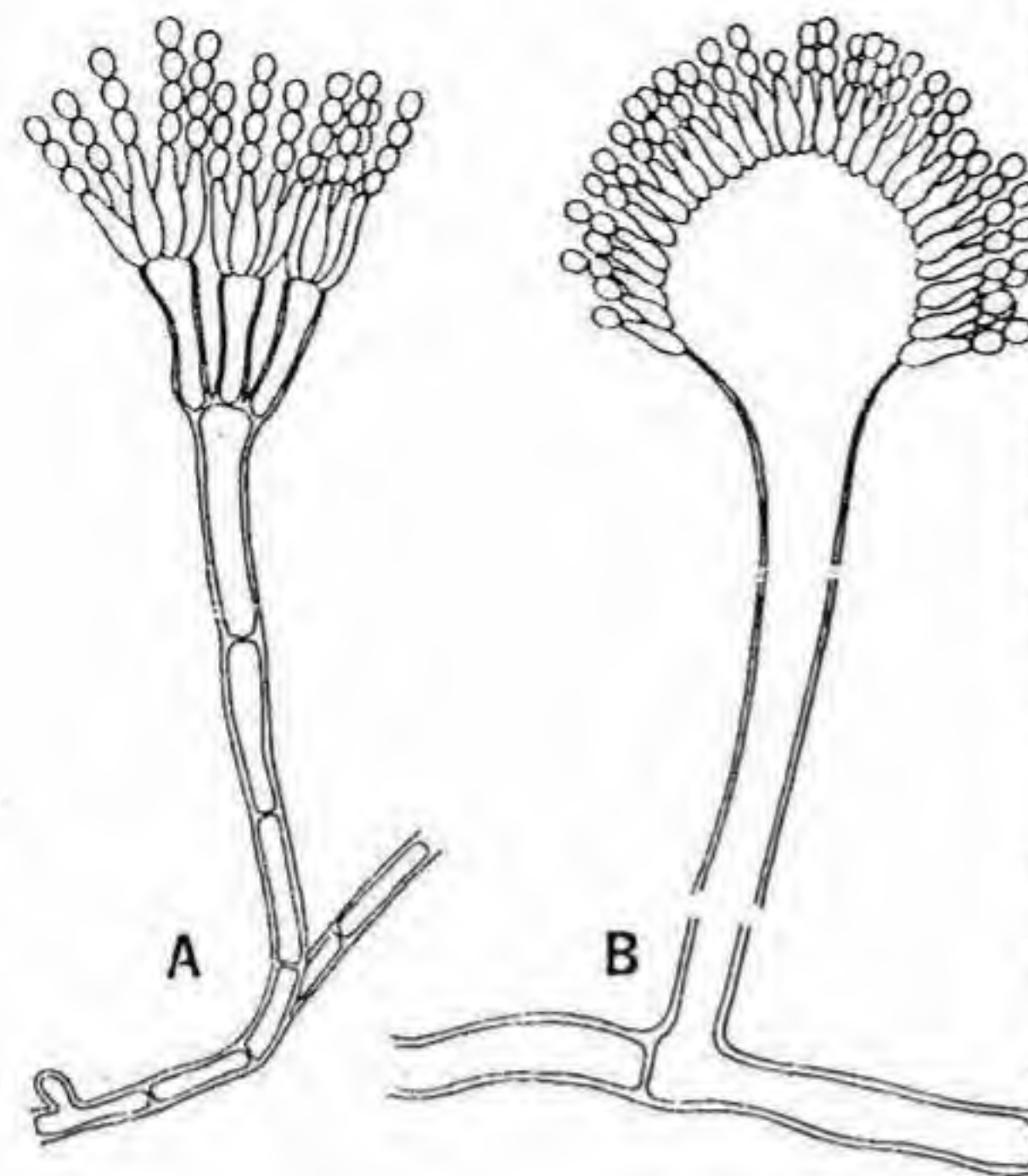


FIGURA 4-29 Conidióforos y conidios de hongos eurotiáceos; A, *Penicillium*, X 1250; B, *Aspergillus*, X 1000.

bargo, las paredes del cleistotecio son pseudoparenquimáticas y poseen una sola capa celular gruesa.

Dentro de las eurotiacias existe una correlación bastante constante entre el tipo de fase conídica y el tipo de ascocarpo. Sin embargo, esto no ocurre en todos los ascomicetes. No es infrecuente en otros grupos encontrar que las fases conídicas son distintas en dos o más especies próximas. En cambio, en géneros muy separados pueden encontrarse fases conídicas parecidas.

Pirenomycetes

ORDEN ERISIFALES. Estos "mildius pulverulentos" son parásitos obligados que infectan muchas plantas con flores. En su mayor parte, estos hongos provocan pocos daños visibles a la planta hospedante. Sin embargo, algunas especies (*Uncinula necator* sobre la vid, *Podosphaera leucotricha* sobre el manzano y el peral) son extremadamente destructoras si las condiciones son favorables para su desarrollo y dispersión. Su micelio se desarrolla sobre la superficie de las hojas, ramas

y frutos del hospedante. Las ramificaciones que actúan como haustorios (fig. 4-31 A) penetran típicamente sólo en la epidermis del hospedante y en la capa situada inmediatamente debajo.

Las masas de conidios blancuzcos que se forman (fig. 4-31 B) confieren un aspecto pulverulento a la superficie de las plantas infectadas por hongos erisifáceos. Estos conidios, que aparecen en cadenas sostenidas por conidióforos simples y erectos, son dispersados por el viento y

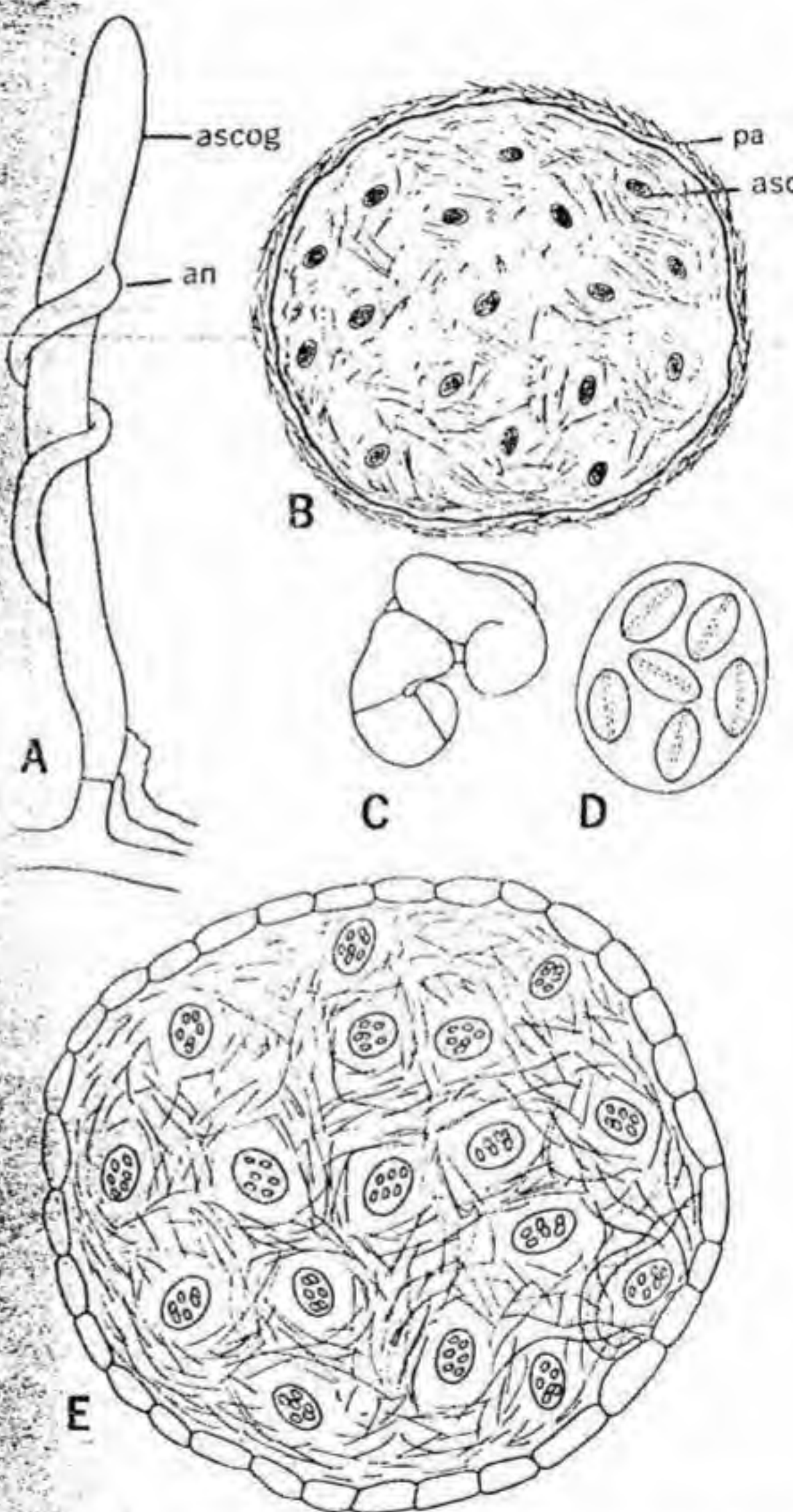


FIGURA 4-30 A-D, *Talaromyces vermiculatus*: A, ascogonio y anteridio, X 2000 (ascog, ascogonio; an, anteridio); B, dibujo semiesquemático de un corte de un cleistotecio, X 1000 (pa, pared; asc, asca); C, parte de las hifas ascógenas, con formación de uncínulos, X 2665; D, ascas y ascósporas, X 3000; E, corte transversal de un cleistotecio de *Eurotium* mostrando la capa pseudoparenquimática, X 1220.

diseminan la infección entre la especie hospedante.

Los ascocarpos de los mildius pulverulentos tienen paredes pseudoparenquimáticas provistas de una serie de apéndices radiales (fig. 4-32 A-D). Los apéndices de *Erysiphe* y *Phyllactinia* tienen aspecto de hifas; los de este último género tienen la base bulbosa. El extremo de estos apéndices tiene forma de gancho o de espiral en *Uncinula*, y está ramificado dicotómicamente en *Microsphaera* y *Podosphaera*. En *Sphaerotheca* y *Podosphaera*, hay una sola asca por ascocarpo; en los de *Microsphaera*, *Uncinula* y otros, existen varias ascas. Los ascocarpos llegan a la madurez cuando la temporada de crecimiento del hospedante está ya avanzada, o durante los periodos más fríos que vienen después. Se hinchan y revientan durante los periodos húmedos de la primavera siguiente. Las ascas así dispersadas estallan, liberando las ascósporas, que infectan las plantas hospedantes al iniciar éstas su desarrollo.

Aunque los ascocarpos de este grupo no presentan ostíolo, su estructura o su desarrollo

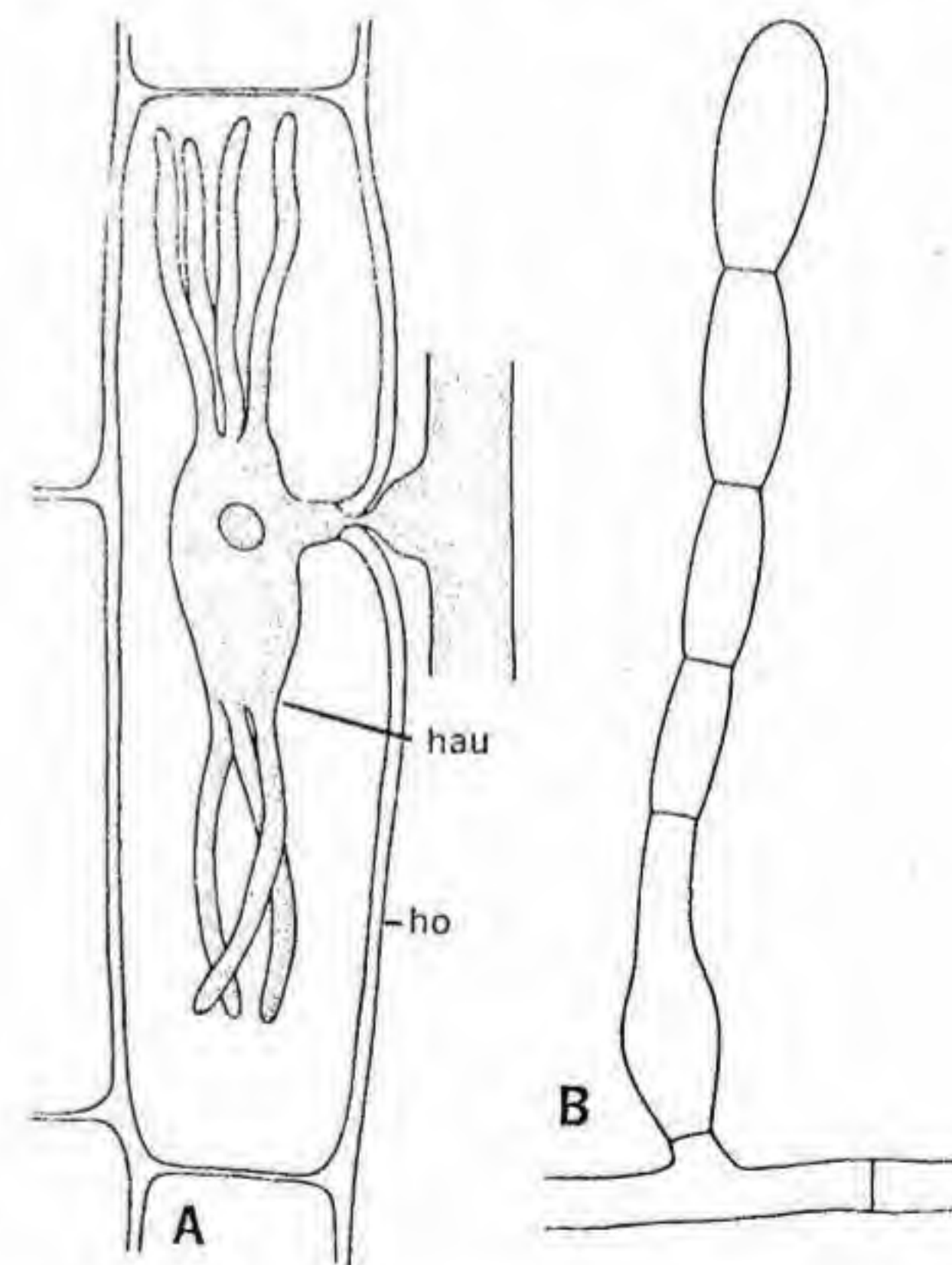


FIGURA 4-31 *Erysiphe graminis*: A, haustorio en el interior de una célula epidérmica del hospedante, X 1500 (hau, haustorio; ho, hospedante); B, conidióforo aéreo y cadena de conidios en desarrollo, X 1000.

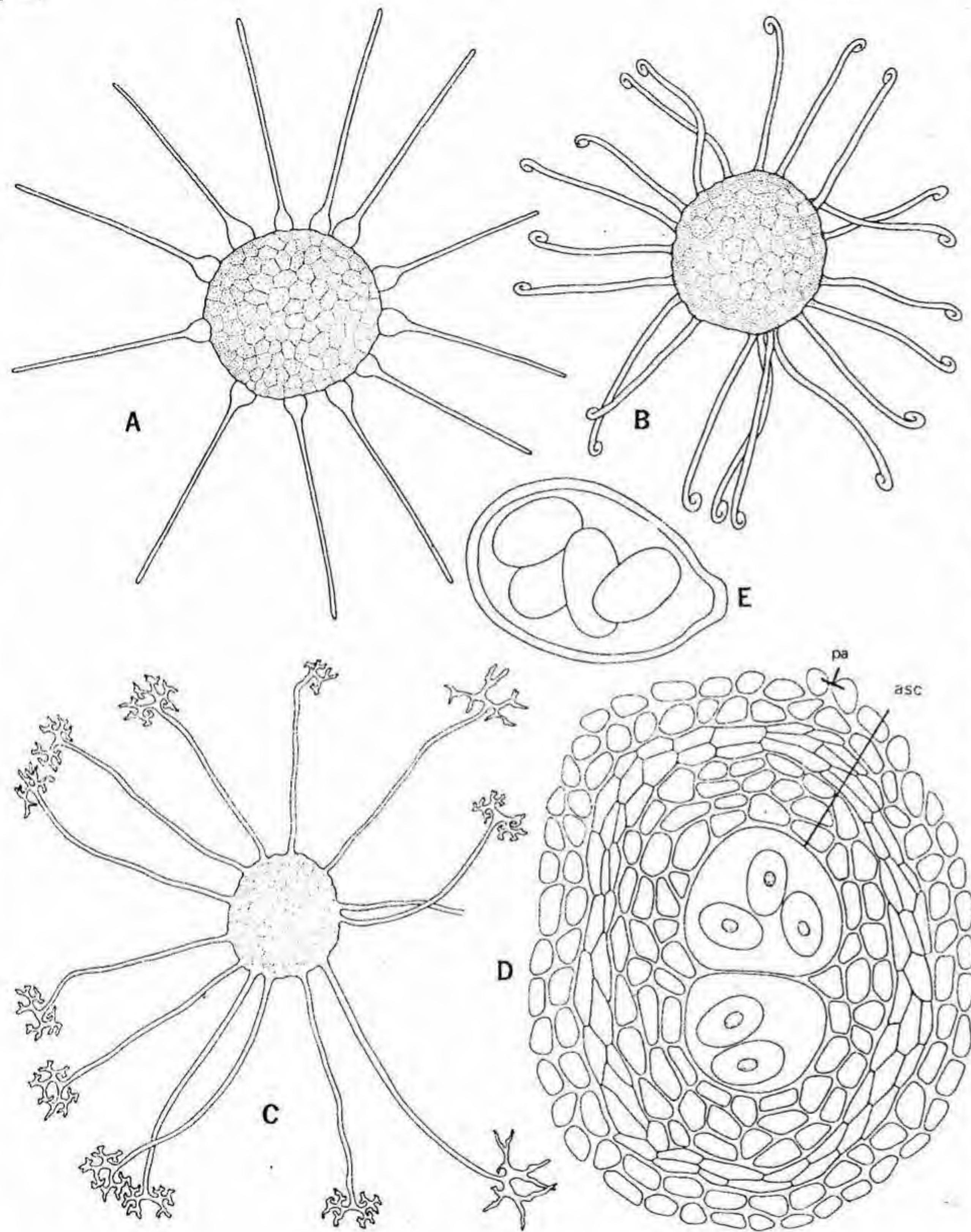


FIGURA 4-32 Erisifales. A-E, aspecto de algunos ascocarpos: A, *Phyllactinia*, x 125; B, *Uncinula*, x 400; C, *Microsphaera*, x 200; D, E, *Erysiphe graminis*: D, sección transversal del cleistotecio, x 940 (pa, pared pseudoparenquimática; asc, asca); E, asca madura, x 200.

parecen indicar que tienen más relación con los pirenomicetes que con los plectomicetes.

ORDEN XILARIALES. Los componentes de este orden producen peritecios con ostíolo, provistos de paredes pseudoparenquimáticas coloreadas de oscuro. Los peritecios aparecen ya sea sobre la superficie del sustrato, ya parcialmente incluidos en él, en *Neurospora* y en *Sordaria*. Otros géneros, como *Hypoxylon* y *Xylaria*, producen estromas bien desarrollados, dentro de los cuales se forman los peritecios.

Sordaria fimicola (fig. 4-33) crece sobre el estiércol de diversos animales. Esta especie se reproduce solamente mediante ascósporas; no se forman esporas sexuales. Varios investigadores han observado ascogonios, pero, respecto a la presencia de anteridios, los datos de que se dispone no concuerdan. Las ascas están dispuestas dentro del peritecio formando un grupo basal. En las primeras fases del desarrollo del peritecio se encuentran paráfisis, pero éstas se deshacen por deliquesencia antes de que las ascas alcancen la madurez. En este momento, cada asca se va alargando hasta que su ápice llega a corta distancia del ostíolo. Las ascósporas son eyectadas del asca, a continuación de lo cual el asca se deshinch y se retrae de nuevo al interior del peritecio, en donde otra asca inicia el mismo proceso. Tanto la parte apical del ápice como el cuello del peritecio presentan una respuesta fototrópica positiva.

S. fimicola es una especie "homotálica" que produce cultivos fértiles a partir de una sola espora. Sin embargo, entre dos cepas distintas pueden ocurrir fusiones de hifas que entrañan una transferencia de núcleos de un micelio a otro. Más tarde, pueden aparecer ascósporas de ambos tipos o cepas parentales dentro de una misma asca. Así, en esta especie puede presentarse tanto la fertilización cruzada como la autofertilización.

Neurospora, un género íntimamente relacionado con *Sordaria*, ha sido utilizado en muchos estudios genéticos. Gran parte de nuestros conocimientos relativos a los aspectos bioquímicos de la genética han sido obtenidos a partir de estudios con *Neurospora crassa* y *N. sitophila*, que son formas hermafroditas autoestériles. Sobre cada talo se producen ascogonios con tricóginas y primordios de peritecios. Los elementos masculinos son pequeños conidióforos (o espermatóforos), que producen numerosos y diminutos conidios. Aunque

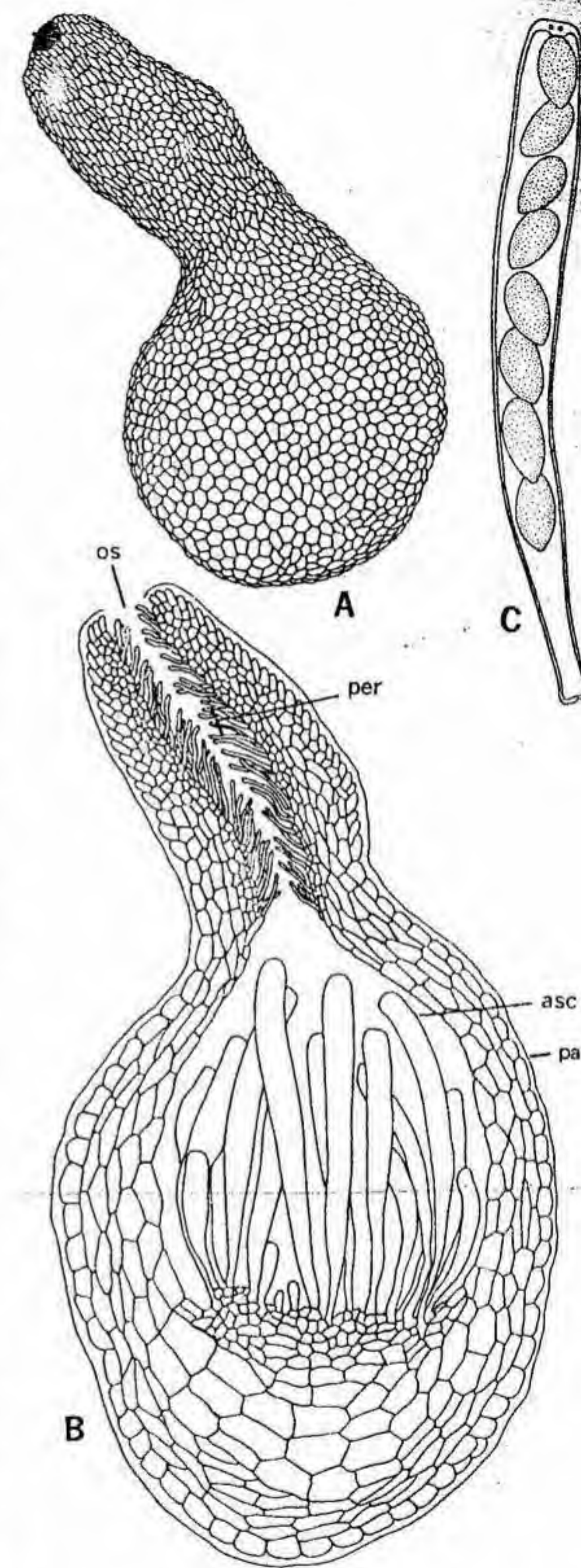


FIGURA 4-33 *Sordaria fimicola*: A, aspecto del peritecio, x 190; B, corte longitudinal del peritecio maduro, x 575 (os, ostíolo; asc, asca; per, perifisis; pa, pared del peritecio); C, asca madura con ascósporas, x 560.

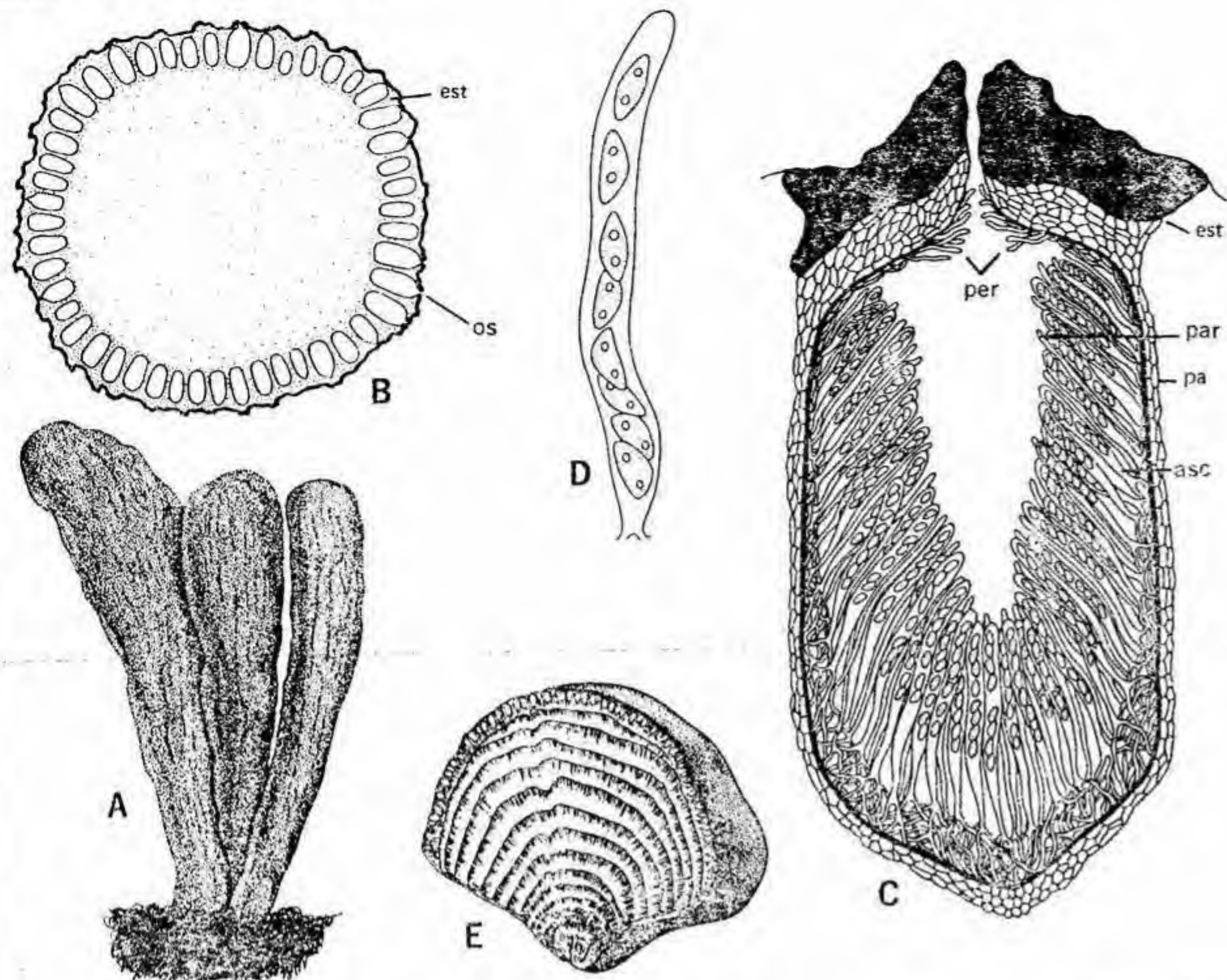


FIGURA 4-34 A-D, *Xylaria*: A, aspecto de los estromas, X 1; B, corte transversal de un estroma (*est*) mostrando los peritecios incluidos en él, X 4; C, corte longitudinal de un peritecio, X 150 (*pa*, pared del peritecio; *per*, perifisis; *par*, paráfisis; *asc*, asca; *os*, ostiolo; *est*, estroma); D, asca madura con sus ascósporas, X 600; E, corte transversal de un estroma de *Daldinia concentrica*, X 1; obsérvense las zonas concéntricas del estroma y la capa única de peritecios próximos a la superficie.

estos conidios pueden funcionar como agentes de espermización si llegan a establecer contacto con la tricógina, también son capaces de germinar para formar un nuevo micelio. En cada talo se encuentran macroconidios mayores; éstos pueden funcionar como agentes espermizantes o bien germinar para producir un nuevo micelio.

Los peritecios de *Neurospora* son parecidos a los de *Sordaria*. El nombre del primer género deriva del dibujo en relieve con aspecto de nervio que presenta la pared de la ascóspora. *N. sitophila*, o moho rojo del pan, constituye en algunos casos un estorbo para las industrias de panificación; una vez establecido, es difícil de erradicar, debido a los numerosos y pequeños conidios que produce.

En las diversas especies de *Xylaria*, los peritecios están incluidos en un estroma erecto (fig. 4-34 A-P). Una fase conídica, que se forma sobre

la superficie de los estromas jóvenes pertenecientes a este grupo, constituye una capa aterciopelada, con frecuencia de color vivo, formada por conidióforos y conidios. Los peritecios se desarrollan más tarde dentro del mismo estroma.

El género *Daldinia* posee estromas constituidos por capas concéntricas (fig. 4-34 E) y es capaz de almacenar grandes cantidades de agua. Si se recolecta un estroma separándolo de su sustrato y se lleva al laboratorio, la esporulación continúa durante muchos días; al parecer se realiza a expensas del agua almacenada en el estroma.

ORDEN HIPOCREALES. *Claviceps purpurea* (fig. 4-35 A-F), denominado popularmente cornezuelo del centeno, es un parásito de dicha planta y de otras gramíneas. Infecta los ovarios de estas plantas, produciendo un gran número de conidios.

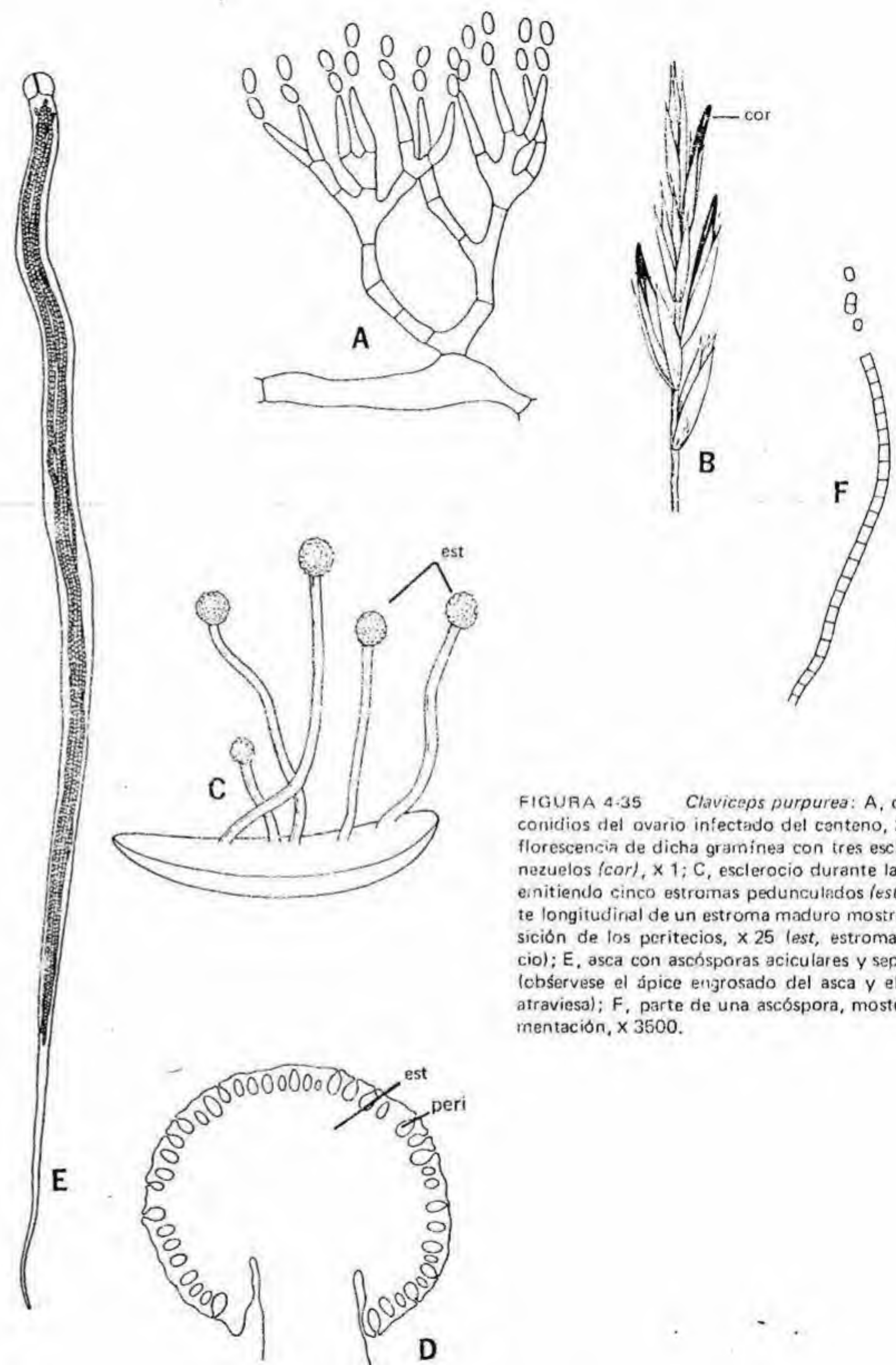


FIGURA 4-35 *Claviceps purpurea*: A, conidióforos y conidios del ovario infectado del centeno, X 1300; B, inflorescencia de dicha gramínea con tres esclerocios o cornezuelos (*cor*), X 1; C, esclerocio durante la germinación, eritiendo cinco estromas pedunculados (*est*), X 5; D, corte longitudinal de un estroma maduro mostrando la disposición de los peritecios, X 25 (*est*, estroma; *peri*, peritecio); E, asca con ascósporas aciculares y septadas, X 1500 (obsérvese el ápice engrosado del asca y el canal que lo atraviesa); F, parte de una ascóspora, mostrando su fragmentación, X 3500.

Los conidios son exudados en el seno de un líquido viscoso o "rocío de miel", que al parecer atrae los insectos. Los conidios transportados por los insectos o dispersados por el agua extienden la infección a las plantas adyacentes.

Las hifas del interior del hospedante continúan creciendo, formando un esclerocio duro, de color purpúreo. Al llegar a la madurez, el esclerocio tiene la forma de los granos producidos por el ovario sano, pero es ligeramente mayor. Los esclerocios o "cornezuelos" caen al suelo y funcionan como estructuras invernantes o de reposo. Conservan su vitalidad durante varios años y acaban germinando, con la formación de uno o más estromas pedunculados. En los ápices hinchados de estos estromas se forman los peritecios. Las ascas de *Claviceps* y de otros clavicipitales son estrechas y cilíndricas y provistas de un diminuto canal que atraviesa el ápice engrosado, tal como se aprecia en la figura 4-35 E. Las ascósporas, filiformes, son liberadas cuando los hospedantes sensibles se encuentran en flor.

El cornezuelo es importante debido a las pérdidas que provoca en los cultivos de centeno, debido a los envenenamientos producidos por la ingestión de esclerocios y también a causa de ser la materia prima para la producción de diversas y valiosas drogas. El "fuego de San Antón" o "fuego sagrado", un grave tipo de intoxicación provocado por el cornezuelo, fue en otro tiempo relativamente frecuente entre los seres humanos. Generalmente aparecía a causa de haber comido harina de centeno contaminado por el cornezuelo y con frecuencia era mortal. El ganado que comía grano infectado, sufría también este envenenamiento. Actualmente, se extraen del cornezuelo diversas sustancias considerables; la más importante de ellas se emplea para evitar las hemorragias durante los alumbramientos. Otra sustancia también muy importante es el ácido lisérgico, y su dietilamina (LSD) que ofrecen algunas perspectivas muy interesantes en el estudio y el tratamiento de ciertas enfermedades mentales; si se toma en cantidades pequeñas, esta sustancia química cuyo grado de toxicidad es muy alto produce un estado temporal de enajenación.

Diversas especies de *Cordyceps* (fig. 4-36) producen estromas pedunculados de estructura parecida a los de *Claviceps*. Estos estromas, que se caracterizan por sus colores vistosos y que alcanzan una altura de más de un pie en algunas especies, crecen sobre los cuerpos momificados de insectos o de arañas o sobre los ascocarpos de otros hongos.

Loculoascomicetes

Los estromas de los loculoascomicetes son pseudoparenquimáticos. En *Pleospora* (fig. 4-37 A-D), del orden pleosporales, especies que se encuentran sobre muchos tipos de tallos herbáceos muertos, el estroma es pequeño y posee una sola cámara. Los gametangios se forman dentro del estroma y los lóculos se desarrollan alrededor o junto a éstos. Las ascas son claramente bitunicadas y contienen ascósporas multiseptadas de color pardusco; las esporas son liberadas a través de una abertura parecida a un ostíolo que se forma en el estroma. En algunas especies de *Pleospora* se encuentran fases conídicas, de los tipos *Alternaria* o *Stemphyllium* (fig. 4-37 E, F).

Venturia inaequalis (fig. 4-37 G, H) del orden pleosporales, que provoca la sarna del manzano, es parecida en muchos aspectos a *Pleospora*. En este caso, la fase conídica se produce sobre un fino estroma subcuticular que aparece en las hojas y frutas del hospedante. Las hifas acaban por penetrar en los tejidos más profundos, en donde originan la fase ascógena. Esta fase madura durante el otoño y, al llegar a la primavera, libera las ascósporas al principio de la época de crecimiento del hospedante.

Los estromas de *Dibotryon* (dothideales) son mucho más extensos que los de *Pleospora* y de *Venturia*. Como ocurría en algunos de los xilariales, los estromas jóvenes están cubiertos por una capa aterciopelada de conidióforos y conidios. D.

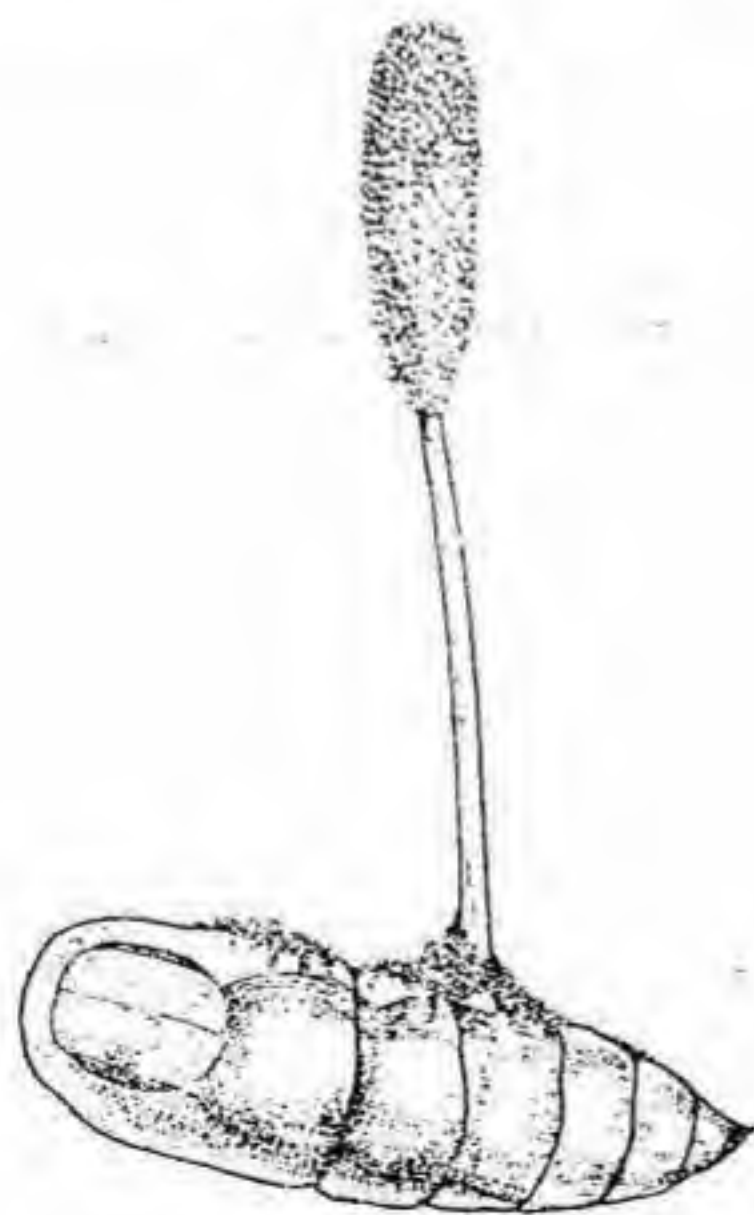


FIGURA 4-36 Estroma de *Cordyceps* saliendo de una pupa de insecto infectada, x 2,5.

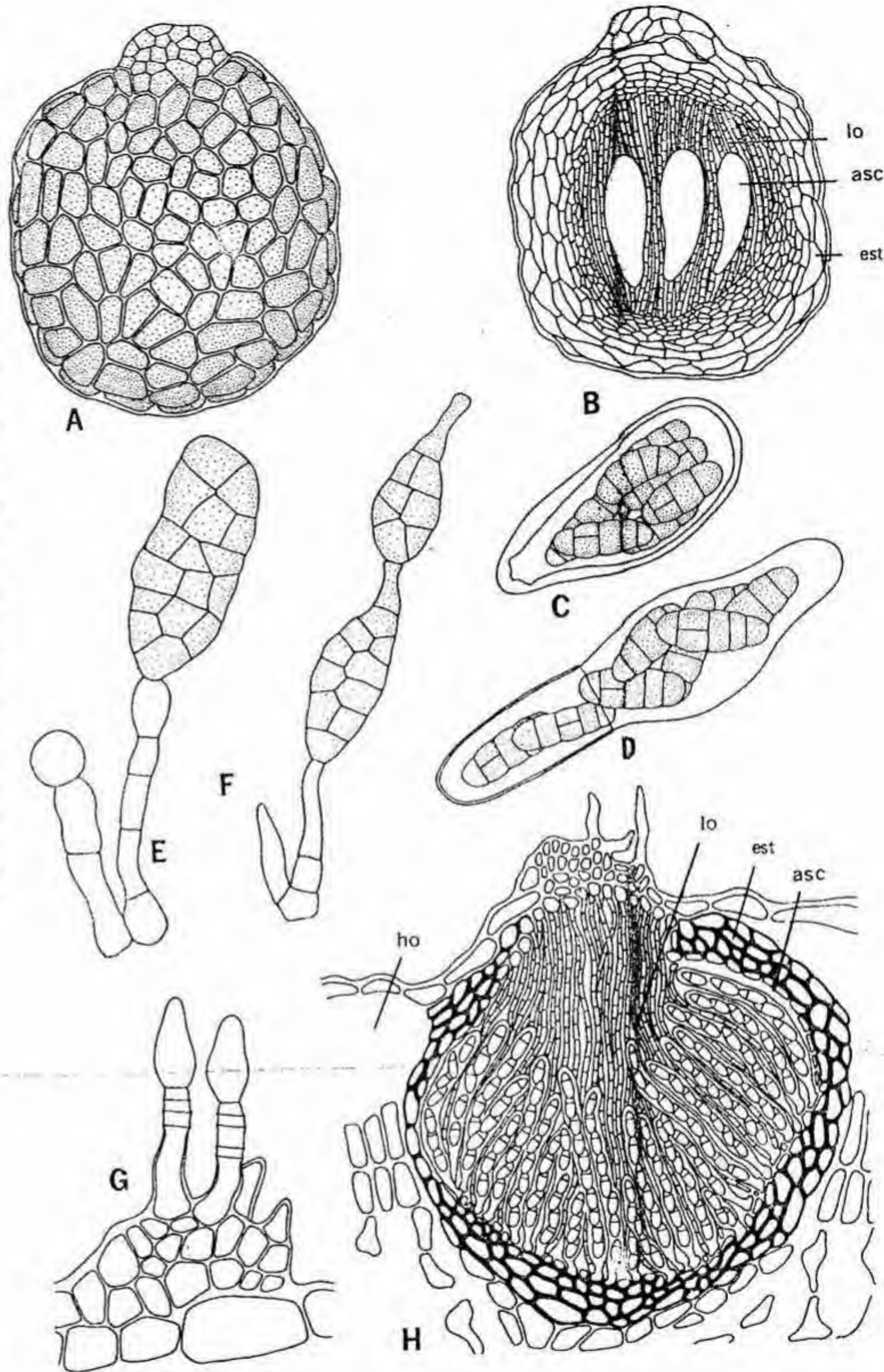


FIGURA 4-37 A-D, *Pleospora*: A, aspecto del ascostroma, x 250; B, dibujo semiesquemático de la sección transversal de un ascostroma, x 250 (lo, lóculo; asc, asca; est, estroma); C, asca bitunicada con sus ascósporas, x 400; D, asca después del desgarramiento de la capa externa, x 400. E, F, fases conídicas (E, tipo *Stemphyllium*, x 825; F, tipo *Alternaria*, x 800). G, H, *Venturia inaequalis*: G, conidióforos y conidios, x 825; H, corte transversal de una hoja del hospedante a nivel de un ascostroma (ho, hospedante; lo, lóculo; est, estroma; asc, asca), x 500.

morbosum (fig. 4-38 A-C) es el responsable de los tumores acompañados de roña que se presentan en las ramas del cerezo. En esta especie, sobre la superficie del estroma se forman pequeñas prominencias, cada una de las cuales contiene un lóculo único.

Discomicetes

ORDEN HELOCIALES. Los helociales, o discomicetes inoperculados, son esencialmente saprofíticos y crecen sobre restos de plantas. Sin embargo, algunas especies son parásitas de plantas verdes y otras crecen sobre el suelo.

Los diminutos apotecios discoideales de *Pseudopeziza* (fig. 4-39) aparecen en la superficie de las hojas de alfalfa. Los apotecios están constituidos por sólo una fina capa hipotecial (capa estéril situada debajo del himenio) que acompaña al himenio. Los conidios de estas especies se producen sobre una estructura subepidérmica discoidal, el acérulo.

La mayoría de los helociales producen apotecios ligeramente mayores. Los de *Helotium citrinum* (fig. 4-40 A-C), una especie frecuente en zonas templadas, son estipitados y poseen un disco de 2 a 3 mm de diámetro. Las partes estériles del apotecio de estas especies y de géneros próximos son más o menos prosenquimatosas. En *Mollisia* (fig. 4-40 D-F) y *Pseudopeziza* son pseudoparenquimatosas. La porción fértil o himenio está formada por ascas y por paráfisis.

Sólo se conocen fases conídicas en unos pocos discomicetes inoperculados. Sin embargo, en un importante grupo de parásitos, el de las esclerotiniáceas, se producen conidios con abundancia sobre el hospedante; éstos están dispuestos formando cadenas sobre la superficie de las partes infectadas.

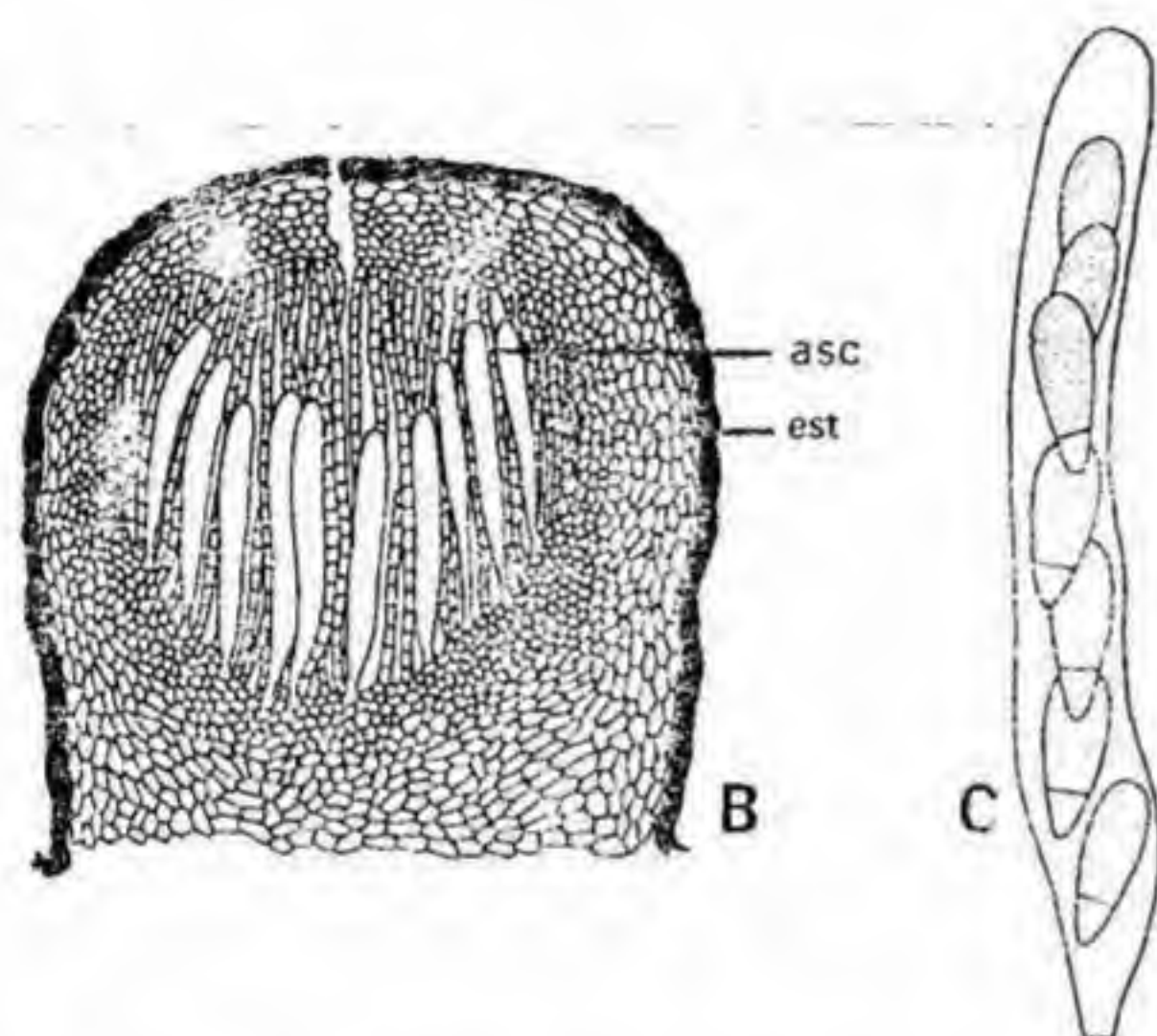


FIGURA 4-38 *Dibatryon morbosum*: A, parte de una rama de *Prunus*, infectada, X 3; B, corte longitudinal de una pequeña parte del ascostroma, X 170 (est, estroma; asc, asca); C, asca madura con sus ascósporas, X 875.

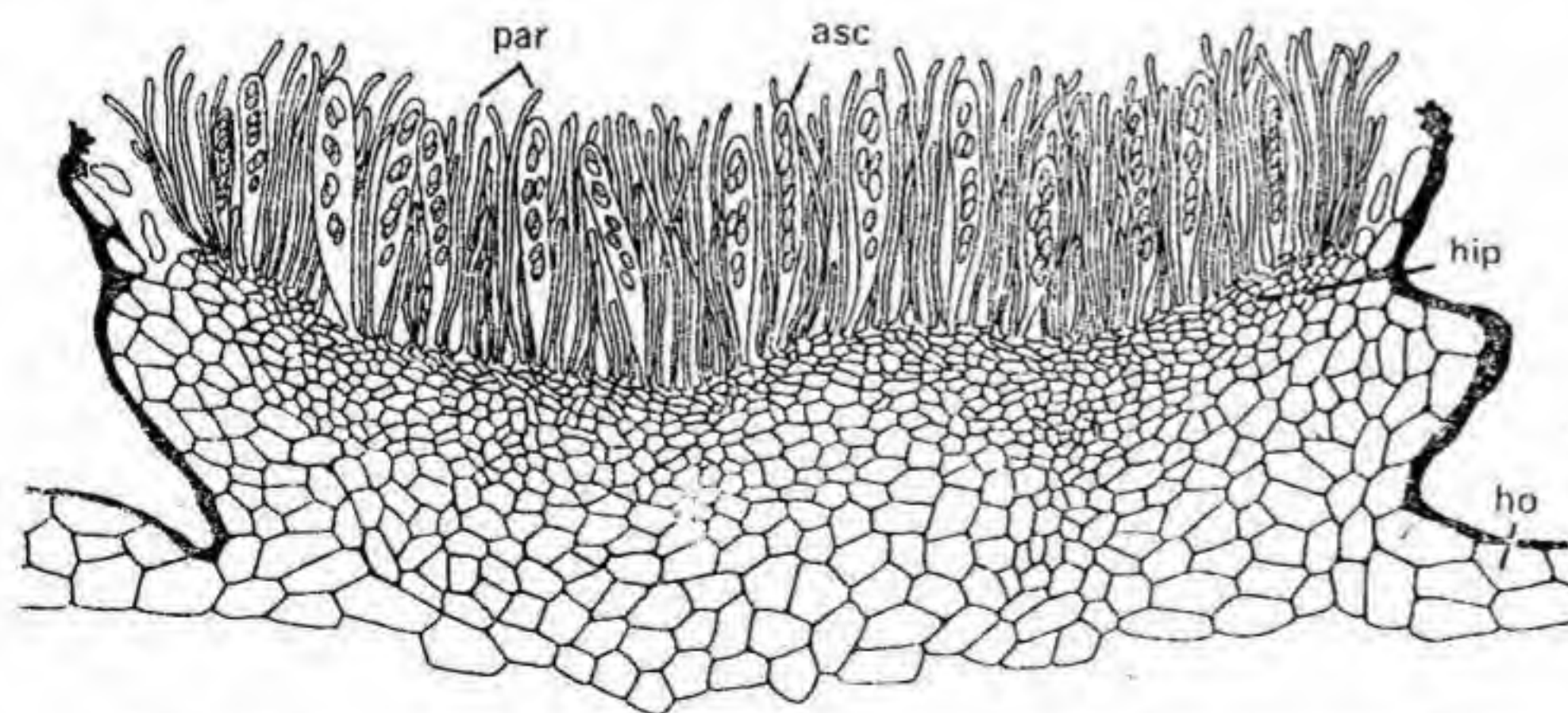


FIGURA 4-39 *Pseudopeziza medicaginis*; corte de un apotecio y de parte de la hoja del hospedante (ho, hospedante; par, paráfisis; asc, asca; hip, hipotecio), X 360.

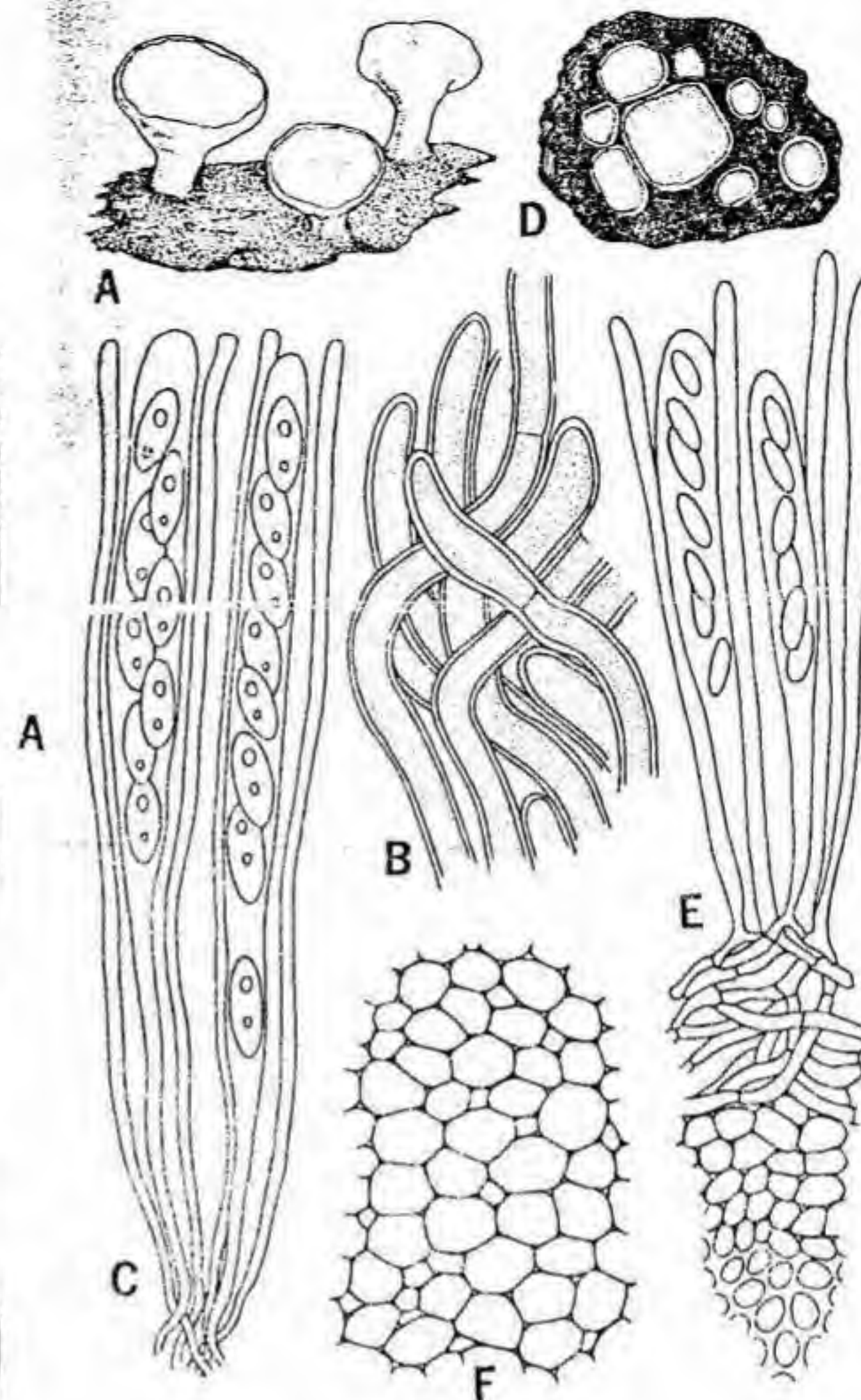


FIGURA 4-40 A-C, *Helotium citrinum*: A, aspecto de los apotecios pedunculados, X 5; B, prosénquima de la parte exterior del hipotecio, X 1640; C, parte del himenio con las ascas y las paráfisis, X 1330. D-F, *Mollisia cinerea*: D, aspecto de los apotecios sésiles, X 5; E, ascas y paráfisis, X 1640; F, pseudoparénquima procedente del hipotecio, X 500.

Diversas especies de *Monilinia* son responsables de la "podredumbre seca" de diversas frutas de hueso. Los frutos infectados por *Monilinia fructicola* (fig. 4-41 A-C) empiezan por pudrirse y después se van transformando gradualmente en "momias" arrugadas que funcionan como esclerocios y originan los apotecios pedunculados en el momento de la germinación. Diversas especies de *Sclerotinia* producen esclerocios bien diferenciados y de forma regular.

En *Leotia* y en géneros próximos, los apotecios son estipitados y pileados. En *Leotia*, (fig.

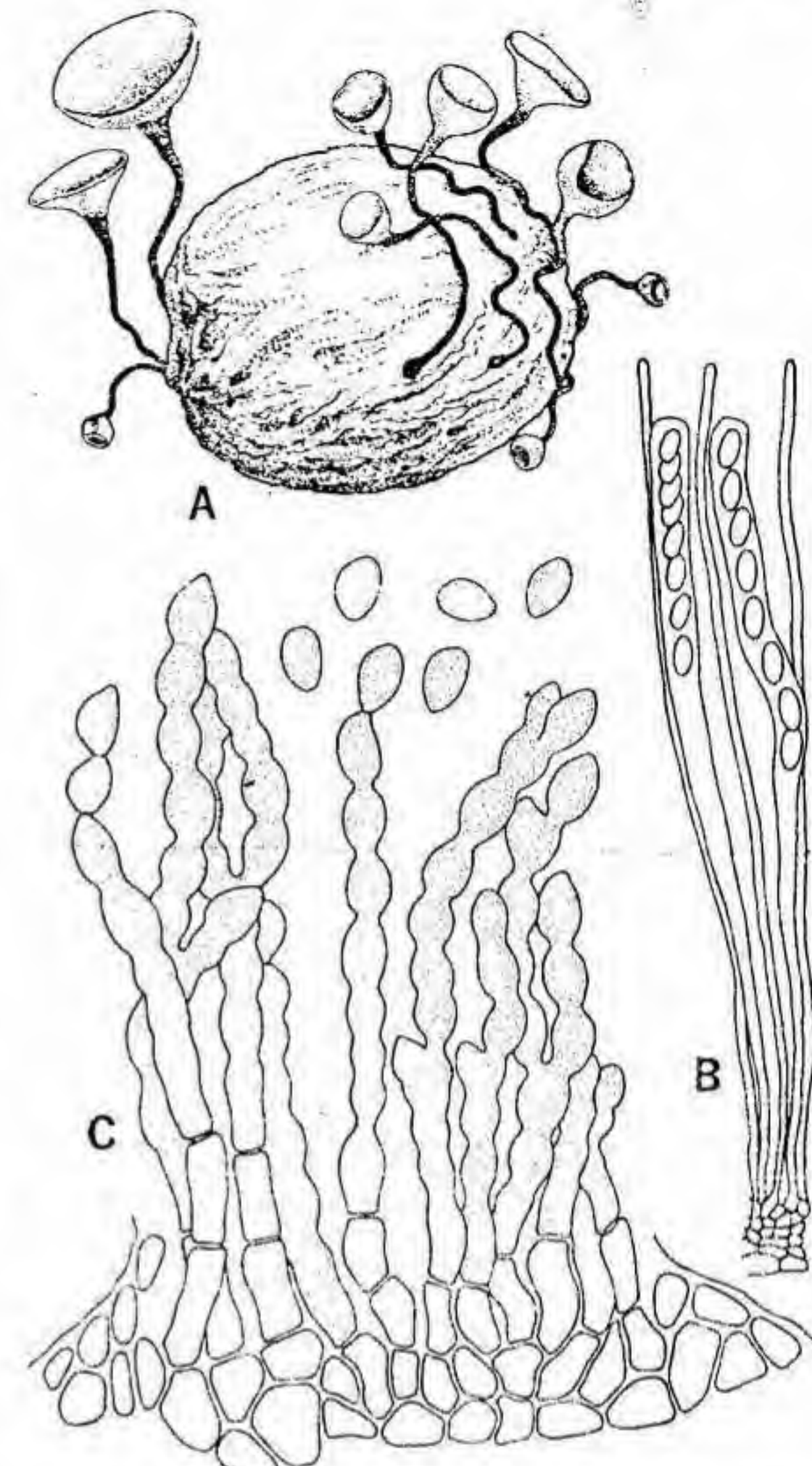


FIGURA 4-41 *Monilinia fructicola*: A, ciruela momificada sobre la cual se ha desarrollado un cierto número de apotecios, X 1; B, ascas y paráfisis, X 750; C, grupos de conidióforos surgiendo de la superficie de un fruto infectado, X 415.

4-42 A) el pileo es más o menos discoideal, pero el de *Mitrula* es globuloso u ovalado (fig. 4-42 B). Las especies de *Geoglossum* (fig. 4-42 C-D), denominadas algunas veces "lenguas de la tierra", tienen un pileo en forma de porra unido al estípite.

ORDEN PEZIZALES. Los discomicetes o-
perculados poseen apotecios parecidos a los de los helociales; sin embargo, en muchos casos alcanzan un tamaño mucho mayor. Muchos pezizales son, sobre todo, habitantes del suelo o del estiércol; sólo unos pocos crecen sobre restos vegetales. Algunas especies, como *Pyronema omphalodea*, se

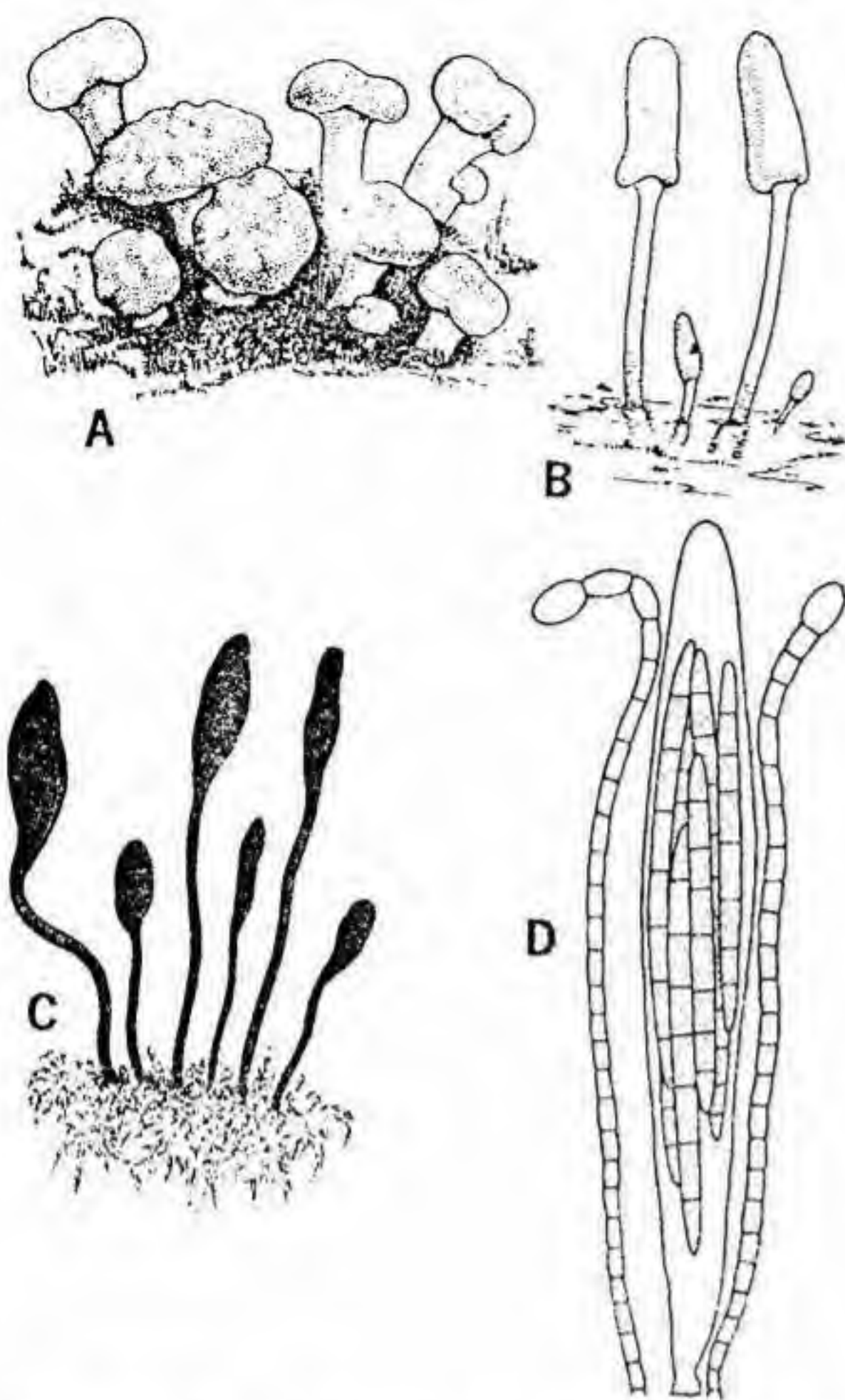


FIGURA 4-42 A-C, esquemas del aspecto: A, *Leotia lubrica*, x 1; B, *Mitrula phalloides*, x 1; C, *Geoglossum glabrum*, x 0,5; D, asca y paráfisis de *G. glabrum*, x 460.

encuentran solamente sobre suelos cuya vegetación ha sido incendiada.

Entre las especies provistas de apotecios, las mayores, como *Peziza* y *Aleuria* (fig. 4-43 A-D), producen fructificaciones cupuliformes que alcanzan a veces de 15 a 18 cm de diámetro. En los apotecios de los discomicetos operculados, las ascas están dispuestas formando un himenio, al igual que en los helociales inoperculados. El ápice de las ascas se inclina hacia la luz y las ascósporas son disparadas desde las ascas. Si se toca súbitamente un apotecio intacto o se sopla sobre él, puede observarse la emisión de una nubecilla de esporas acompañada de un susurro audible.

Una serie de formas de transición establecen el paso entre los grupos cupulados y los grupos pileados (fig. 4-44, 45). En *Helvella elastica* puede observarse cómo el píleo es más o menos discoidal, aunque se encuentre plegado y en forma de silla de montar. En *Verpa bohemica*, el píleo tiene forma

de campana, presenta costillas y está replegado recubriendo como un dedal la parte superior del pie. En *Morchella*, el himenio se encuentra recubriendo grandes alvéolos que constituyen el píleo. A diferencia de lo que ocurre en *Verpa*, el estipe de *Morchella* está soldado a la base del píleo. *Morchella* y los géneros próximos constituyen setas muy apreciadas por los buscadores; una de estas especies, *Gyromitra esculenta* (fig. 4-45) puede, en ciertas condiciones, ser venenosa y puede llegar a provocar enfermedades mortales.

ORDEN TUBERALES. Los discomicetos operculados forman una serie continua que conduce a los tuberales o trufas. Las trufas son ascomicetes hipógeos, es decir, con ascocarpos que maduran bajo la superficie del suelo. Constituyen los hongos comestibles más estimados. En Europa se entrenan cerdos o perros para localizar los ascocarpos enterrados, lo cual es posible gracias a los característicos olores que desprenden estos hongos. Los ascocarpos (fig. 4-46) son cerrados y sus ascósporas quedan encerradas dentro del asca; seguramente su dispersión se realiza enteramente por obra de los animales.

RELACIONES ENTRE LOS ASCOMICETES

Las euascomicetidas, en opinión de algunos, han evolucionado a partir de antecesores algales pertenecientes a las florídeas (véase cap. 12). Este esquema evolucionario está principalmente basado en el parecido en la estructura y la reproducción de estos dos grupos. En este esquema, se considera que las hemiascomicetidas más sencillas se han desarrollado a través de la simplificación o regresión de ciertos euascomicetes.

En una segunda teoría de amplia aceptación, se considera que los ascomicetes han derivado de antecesores del grupo de los ficomicetes (zigomicetidas). Según este esquema, ciertos hemiascomicetes filamentosos se consideran como más primitivos, y los euascomicetes, derivados de ellos. Las levaduras se consideran como formas simplificadas, igual que en el esquema que establece la procedencia de los ascomicetes a partir de las algas rojas.

Se piensa que los ascomicetes están íntimamente relacionados con la otra gran clase restante, la de los basidiomicetes. Los puntos de contacto entre estos dos grupos son los dicariones, los uncínulos y las fíbulas, así como las primeras fases del desarrollo de ascas y basidios.

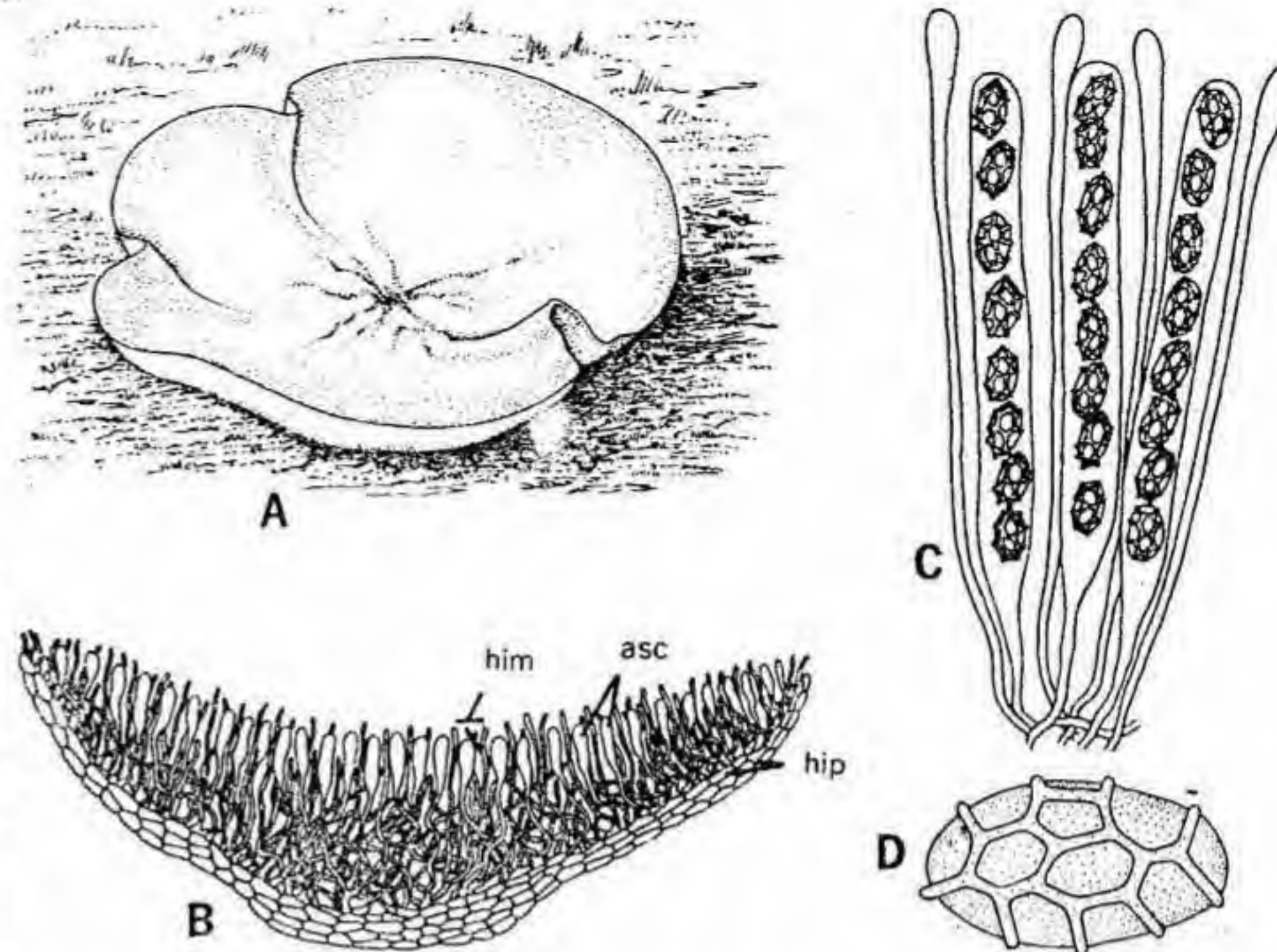


FIGURA 4-43 *Aleuria aurantia*: A, aspecto del apotecio, x 1; B, esquema de un corte transversal del apotecio (him, himenio; asc, asca; hip, hipotecio); C, ascas y paráfisis, x 325; D, ascóspora mostrando el dibujo reticulado en relieve de la pared de la espóra, x 1250.

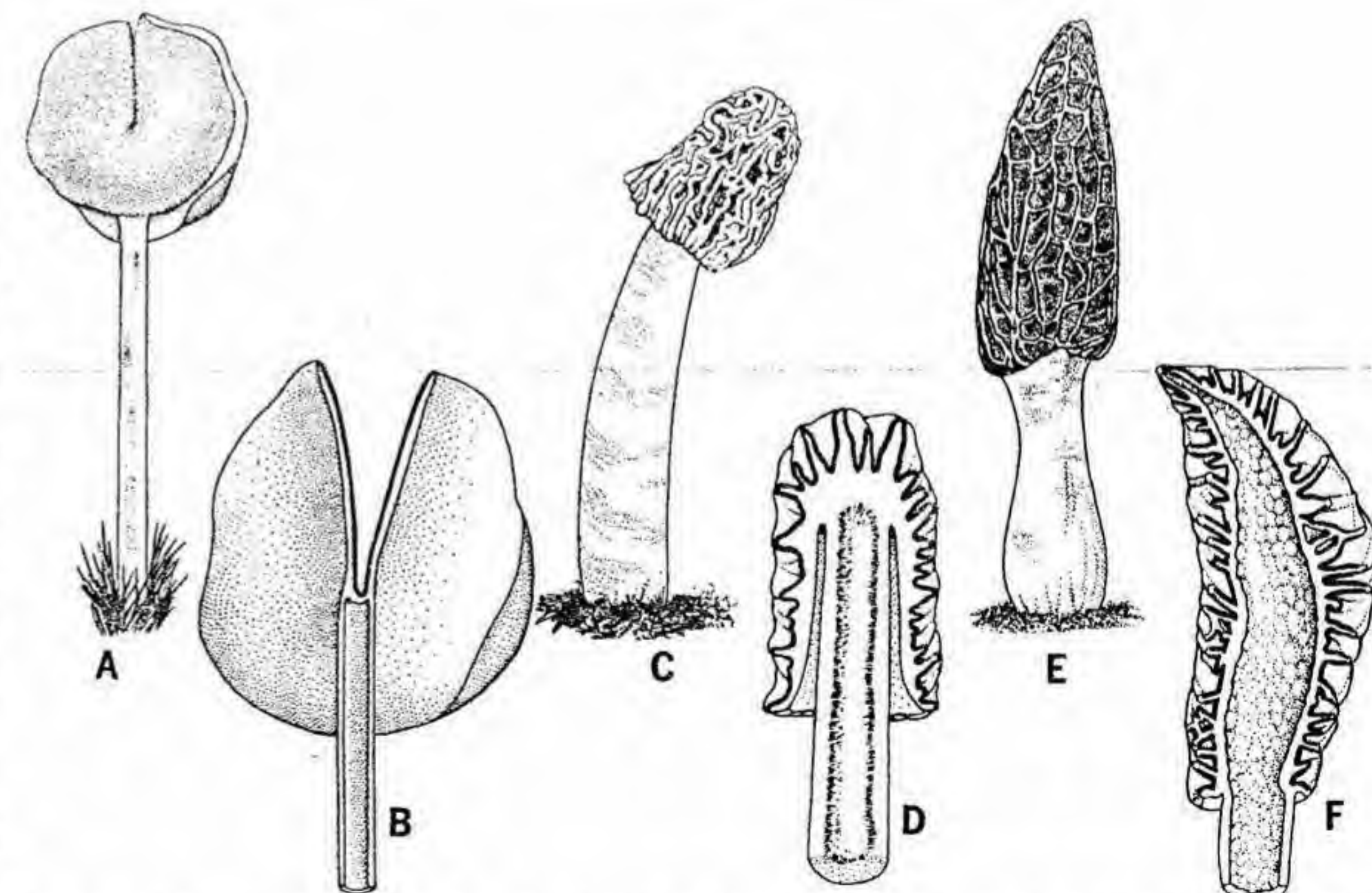


FIGURA 4-44 Aspecto general y en sección de diversos ascocarpos: A, B, *Helvella elastica*, x 0,5; C, D, *Verpa bohemica*, x 0,5; E, F, *Morchella agusticeps*, x 0,5. (En los cortes longitudinales de los ascocarpos las líneas gruesas corresponden a la posición del himenio.)



FIGURA 4-45 *Gyromitra esculenta*, x 0,75.

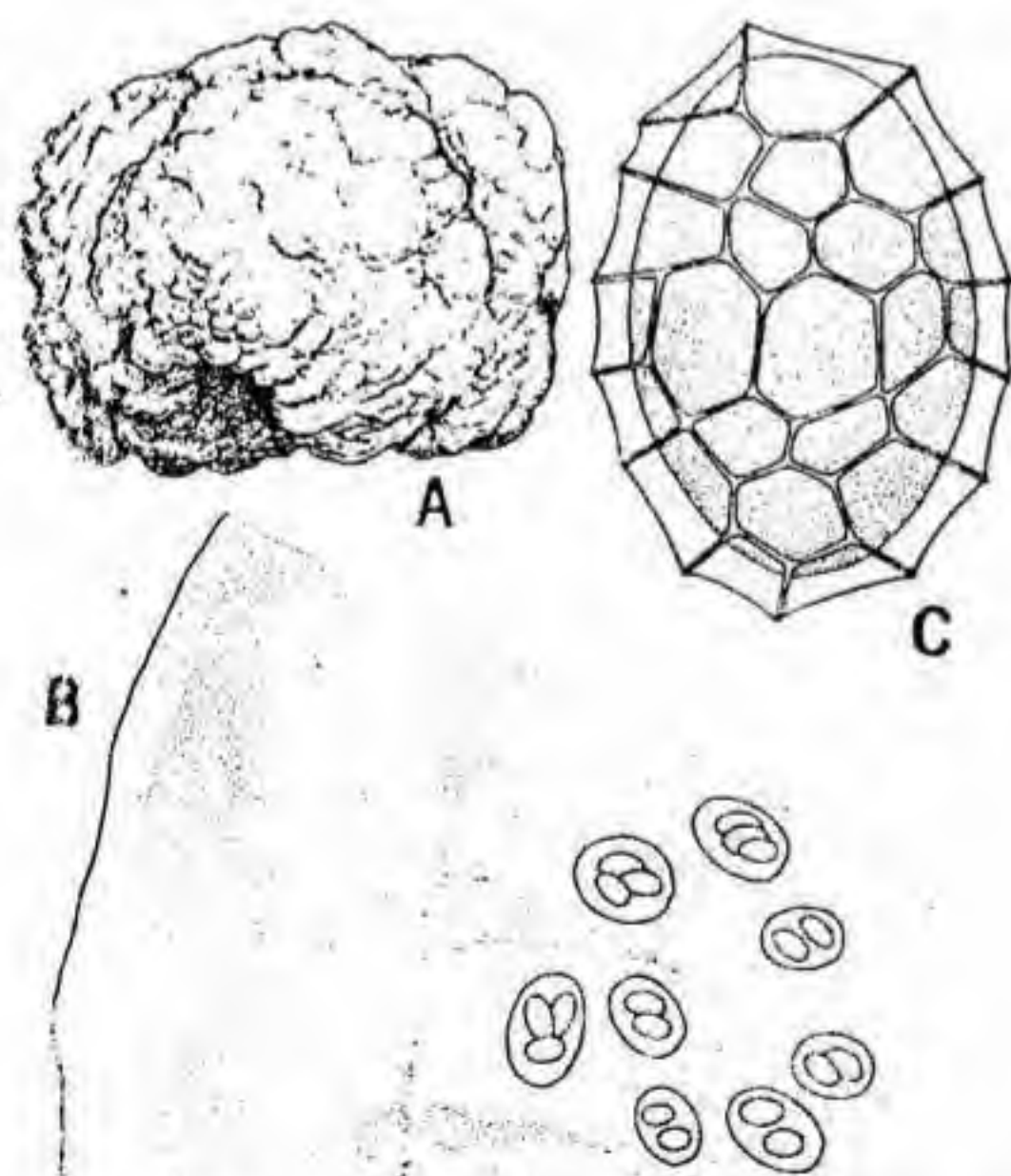


FIGURA 4-46 *Tuber giganteum*: A, aspecto del ascocarpo, x 1; B, sección de una parte del ascocarpo mostrando las capas externas estériles y las ascas distribuidas en el interior; x 140; C, ascóspora, x 1210.

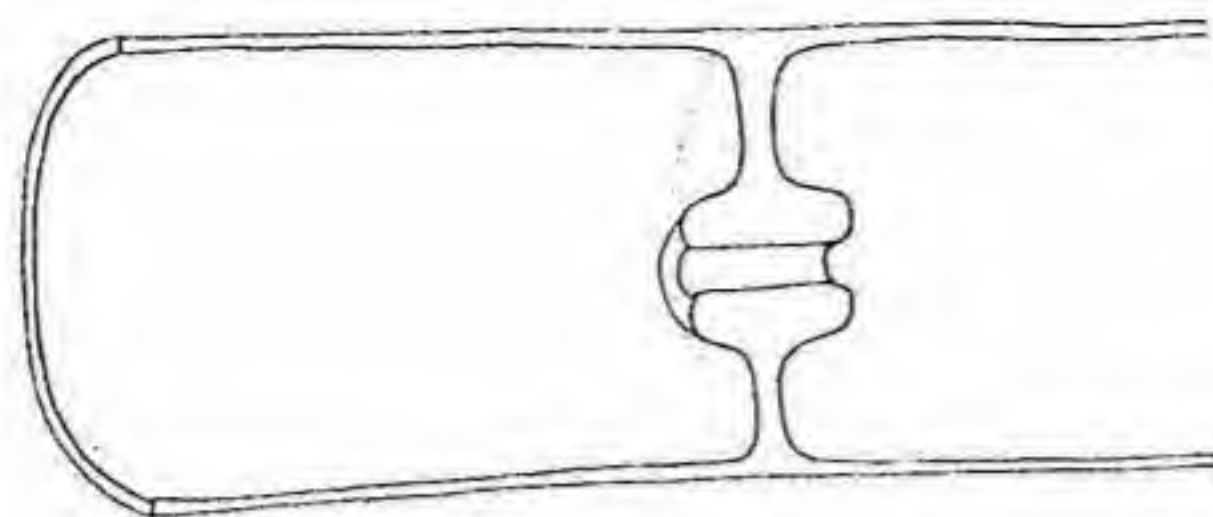


FIGURA 4-47 Corte esquemático de un septo de basidiomicete.

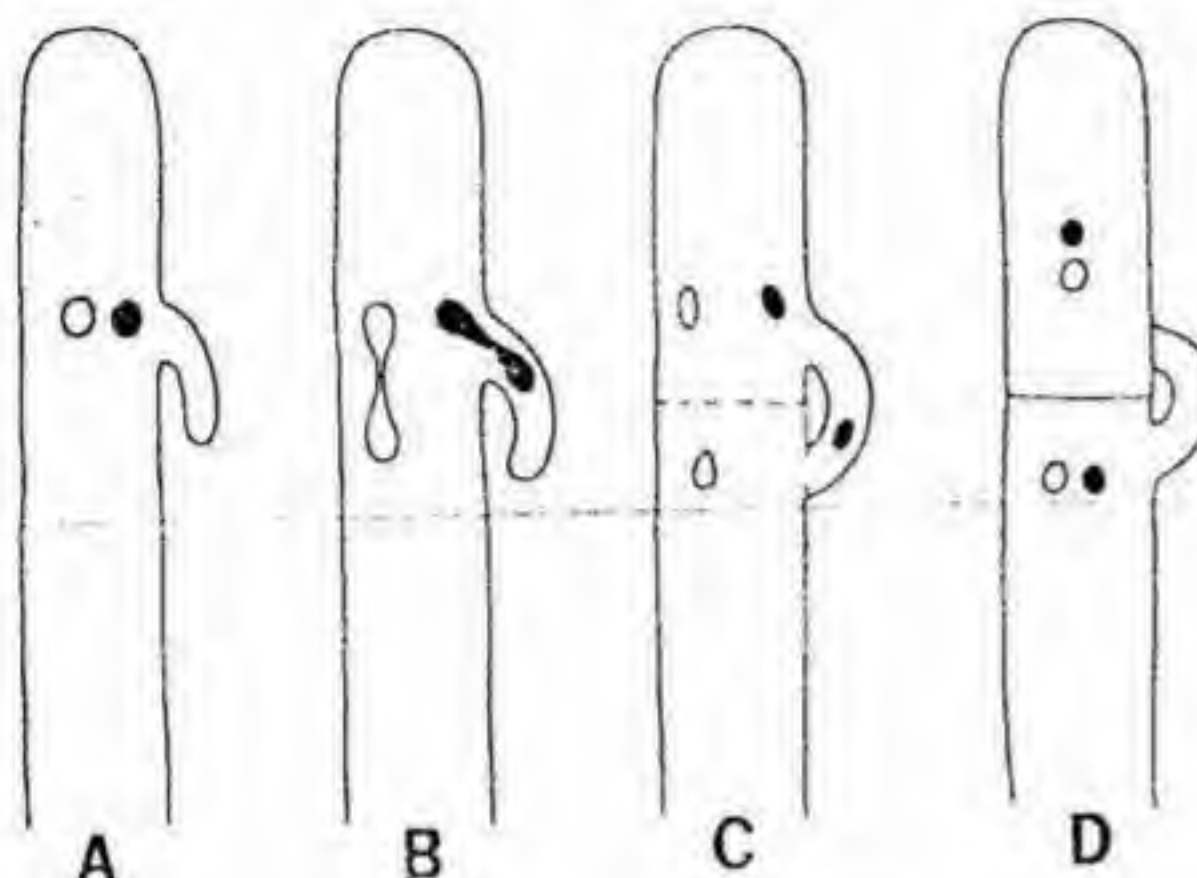


FIGURA 4-48 A-D, formación de fíbulas (compárese con la formación de uncínulos, fig. 4-22, D-G).

CLASE BASIDIOMICETES

Los basidiomicetes están caracterizados por la producción de basidios y de basidiósporas. Al igual que las ascas de los euascomicetes, los basidios nacen de hifas dicarióticas y son las células en las cuales tiene lugar la cariogamia y la meiosis. Las basidiósporas se forman de modo exógeno y en muchos basidiomicetes son proyectadas con una cierta fuerza por el basidio. En la mayoría de los grupos de basidiomicetes no se forman gametangios reconocibles.

FASE ASIMILADORA

La germinación de las basidiósporas origina, en la mayoría de las especies heterotálicas, un micelio primario o monocariótico. Este micelio está formado por hifas septadas regularmente y con células uninucleadas. La dicarionización se realiza ya sea por somatogamia —es decir, por fusión entre dos hifas monocarióticas compatibles— o por espermatización. A continuación de la plasmogamia, se realiza la transferencia de núcleos, con lo cual se da origen a hifas dicarióticas. Este micelio dicariótico,

o secundario, es la fase asimiladora principal de la mayoría de los basidiomicetes; en algunas especies que habitan en el suelo o en la madera, esta fase se prolonga indefinidamente. El micelio dicariótico de las especies homotálicas procede de una sola basidióspora. En las paredes de la mayoría de grupos estudiados hay quitina. Los septos perforados de las hifas de algunos basidiomicetes (fig. 4-47) son más complejos que los de los ascomicetes.

FIBULAS

Muchas hifas dicarióticas de basidiomicetes producen estructuras —denominadas fíbulas (fig. 4-48 A-D)— que sólo se diferencian en aspectos poco importantes respecto a los uncínulos de los ascomicetes. La formación de dichas estructuras se realiza con la intervención de una parte de la hifa situada inmediatamente detrás del ápice de crecimiento. Sobre la célula terminal de la hifa se forma una pequeña rama lateral que se incurva hacia atrás, en dirección a la base de la hifa. Al mismo tiempo, los dos núcleos de la célula se dividen. Dos de los cuatro núcleos hijos resultantes se quedan por encima de la rama corta, un tercero pasa a este divertículo y el cuarto se mantiene más abajo. El divertículo continúa creciendo y se fusiona con la hifa que lo produjo. A continuación, se producen dos septos y el resultado final, como en los ascomicetes, es la producción de dos células dicarióticas.

REPRODUCCION ASEXUAL

En los casos en que ésta es conocida, la reproducción asexual se realiza por medio de conidios. En los ciclos vitales de algunos basidiomicetes primitivos se forman diversos tipos de conidios. En muchas de las formas más avanzadas no se conocen fases conídicas. Así pues, la reproducción asexual desempeña un papel menos importante en la dispersión de los basidiomicetes que en la de los ascomicetes. En algunas especies se forman conidios tanto sobre los micelios monocarióticos como sobre los dicarióticos; en otras, se encuentran solamente sobre uno de ambos. En los casos conocidos, los sistemas de formación de conidios son, en lo esencial, los mismos que en las euascomicetidas. Una excepción digna de ser subrayada es que muchos de los que se producen sobre hifas dicarióticas son también binucleados. Los conidios formados sobre micelios monocarióticos pueden funcionar como células espermatozoides.

REPRODUCCION SEXUAL

La plasmogamia, ya sea mediante somatogamia o mediante espermatización, puede ser considerada, pues, vemos como solamente el paso inicial de la reproducción sexual de las especies heterotálicas. Los pasos finales no se realizan hasta el momento de la formación de los basidios. Así, con toda certeza existe un único caso en el cual la plasmogamia y la cariogamia están separadas una de otra por una prolongada fase asimiladora dicariótica.

Sólo en unos pocos basidiomicetes especialmente primitivos, como entre las royas, se encuentran estructuras del tipo de los gametangios. Los espermogonios formadores de espermacios y ciertas hifas receptoras especiales se forman en dichos basidiomicetes sobre los micelios monocarióticos. Se conocen solamente dos clases distinguibles sobre la base de su capacidad de apareamiento, las denominadas + y -, y la dicarionización requiere la espermatización de una de las clases por espermacios originados por la otra.

La mayor parte del resto de los basidiomicetes heterotálicos no produce espermacios ni hifas receptoras; la dicarionización se logra mediante somatogamia. En estos casos, los sistemas de compatibilidad son más complejos que los que se encuentran en otros hongos. En las especies bipolares, una serie de factores, los factores A, determinan la compatibilidad. Son éstos tales que, si va a formarse un talo con reproducción sexual, los micelios que fusionan deben ser de dos tipos diferentes, por ejemplo $A \times a$, y $A \times a_1$, etc. Los micelios que se forman a partir de las basidiósporas de un solo basidiocarpo pertenecen normalmente a dos clases, como A y a ó A y a_1 . Sin embargo, los de otros basidiocarpos pueden representar clases de apareamiento completamente distintas, tales como a_2 , a_3 , etc.

En el heterotalismo tetrapolar intervienen dos conjuntos de factores, los A y los B. Al ir a formarse un talo con reproducción sexual, puede realizarse la somatogamia entre micelios que se distinguen por ambos conjuntos de factores (por ejemplo, $AB \times ab$). El número de clases de apareamiento es hasta cierto punto mayor que en las formas bipolares, puesto que, típicamente, de un solo basidiocarpo aparecen cuatro tipos de esporas. Es, pues, indudable que estos tipos de apareamiento, en número de centenares tanto en las especies bipolares como en las especies tetrapolares, no pueden ser considerados en modo alguno como sexos.

BASIDIOCARPOS

Un cierto número de basidiomicetes parásitos especialmente sencillos no producen basidiocarpos. Sus basidios se forman sobre la superficie del hospedante, ya sea directamente a partir de células dicarióticas, ya a partir de esporas perdurantes de pared engrosada. Sin embargo, la mayoría de los basidiomicetes producen algún tipo de basidiocarpo.

La formación del micelio dicariótico de un basidiomicete no va inmediata o directamente ligada a la formación del esporocarpo. La fase dicariótica puede ir desarrollándose durante un tiempo indefinido, produciendo ya sea formaciones anuales de basidiocarpos, ya sea basidiocarpos perennes. Una vez el micelio se ha desarrollado y extendido suficientemente, la producción de basidiocarpos viene determinada por ciertos factores del medio externo, como la temperatura, la humedad y la luz.

La forma de los basidiocarpos es extremadamente variada; sin embargo, todos ellos poseen algunas características en común además de la presencia de los basidios. Por ejemplo, la totalidad del esporocarpo está formada por hifas dicarióticas. Los basidios aparecen sobre la superficie o en el interior del basidiocarpo, ya sea dispuestos de forma irregular, ya formando una capa himenial bien diferenciada. Las principales funciones del basidiocarpo consisten en proteger los basidios y las basidiósporas durante su desarrollo y ayudar a la dispersión de estas esporas.

BASIDIOS

Los cambios citológicos que tienen lugar en el basidio en el transcurso de su desarrollo (fig. 4-49 A-D) son también parecidos a los que tenían lugar en la joven asca. Sin embargo, la meiosis no suele ir seguida por una mitosis y, por esta causa, sobre los basidios de la mayor parte de las especies se producen cuatro basidiósporas. Las esporas de la mayoría de los basidiomicetes están sostenidas por pequeñas espículas, los **esterigmas**. Un núcleo haploide y una porción del protoplasto basidial son transferidos a la espora en formación a través del esterigma. Las basidiósporas maduras de muchos basidiomicetes sufren una **abstricción** violenta —es decir, son eyectados por el basidio— pero esto no es característico de la totalidad de los grupos. En algunas especies los basidios poseen menos de cuatro esporas, y más de cuatro en otras.

El mecanismo de la abstricción no ha sido

todavía explicado de modo satisfactorio. Típicamente, las esporas que se separan de esta forma poseen simetría bilateral y están unidas al esterigma formando un pequeño ángulo (fig. 4-50 A-C). Inmediatamente antes de la descarga de la espora, se forma una evaginación de forma esférica en una pequeña región situada sobre la espora a un lado de su unión con el esterigma. La fuerza de la abstricción es suficiente para lanzar la espora a distancias de 10 a 20 veces la longitud de la espora. La gravedad y las corrientes de aire completan después la dispersión.

CLASIFICACION

La clase basidiomicetes se divide en dos subclases, las heterobasidiomicétidas y las homobasidiomicétidas. Se separan entre sí sobre la base de su estructura basidial, la germinación de las basidiósporas y otras características. Los basidios de las heterobasidiomicétidas son septados o profundamente divididos, y frecuentemente se producen a partir de esporas perdurantes de pared engrosada. Los basidios de los homobasidiomicetes son relativamente uniformes, no septados y con forma más o menos claviforme. Las basidiósporas de la mayoría de las especies de los homobasidiomicetes forman un tubo germinal o hifa en el momento de la germinación; las de muchos heterobasidiomicetes producen conidios de uno o más tipos.

SUBCLASE HETEROBASIDIOMICETIDAS

En las heterobasidiomicétidas se distinguen tres órdenes: tremelales, uredinales y ustilaginales. Estos grupos extremadamente variados y variables son considerados por la mayoría de los micólogos como más primitivos que las homobasidiomicétidas. Aunque morfológicamente son, en muchos casos, más sencillos que los homobasidiomicetes, sus ciclos vitales pueden ser más complejos.

Las especies de los tremelales producen basidiocarpos bien diferenciados y son predominantemente saprofíticas. Una de sus familias, la de las septobasidiáceas, comprende solamente parásitos de lepidópteros, y algunas especies de otras familias parasitan plantas verdes u otros hongos. Los ustilaginales y los uredinales son parásitos de plantas vasculares. No producen basidiocarpos pero forman esporas en pequeños grupos (soros) bajo la capa epidérmica de sus hospedantes.

ORDEN TREMELALES. Las especies de este orden se denominan frecuentemente "hongos gelatinosos", por la textura de los basidiocarpos de muchas de las especies. La germinación de las basidiósporas puede realizarse por medio de un tubo germinal, por gemación, por formación de conidios o por repetición. Cuando las basidiósporas se dividen por gemación, se producen colonias con aspecto de levadura. La formación de conidios puede tener lugar ya directamente sobre las basidiósporas, ya sobre conidióforos que se desarrollan a partir de ella. Las esporas producidas por germinación repetida se denominan algunas veces basidiósporas secundarias; se producen y sufren la abstricción sobre esterigmas que se desarrollan a partir de la basidiósporas.

Por fusión entre hifas compatibles o quizás por fusión de conidios con hifas, se origina un dicarion. El micelio dicariótico de muchas de las especies produce fíbulas.

Las familias comprendidas en las tremelales se diferencian unas de otras por la estructura de los basidios. En las tremeláceas (fig. 4-51 A-D) éstos son irregularmente globulosos, y después de sufrir la cariogamia y la meiosis presentan dos septos longitudinales perpendiculares entre sí. Estos septos se forman entre los núcleos durante la meiosis. El primero se forma como resultado de la primera división, separando los dos núcleos hijos. En ángulo recto con éste se depositan dos septos secundarios, después de la segunda división de la meiosis. Cada una de las cuatro células emite una prolongación tubulosa, con un esterigma y una basidióspora en su extremo. El contenido del basidio es transportado a las basidiósporas y estas últimas son

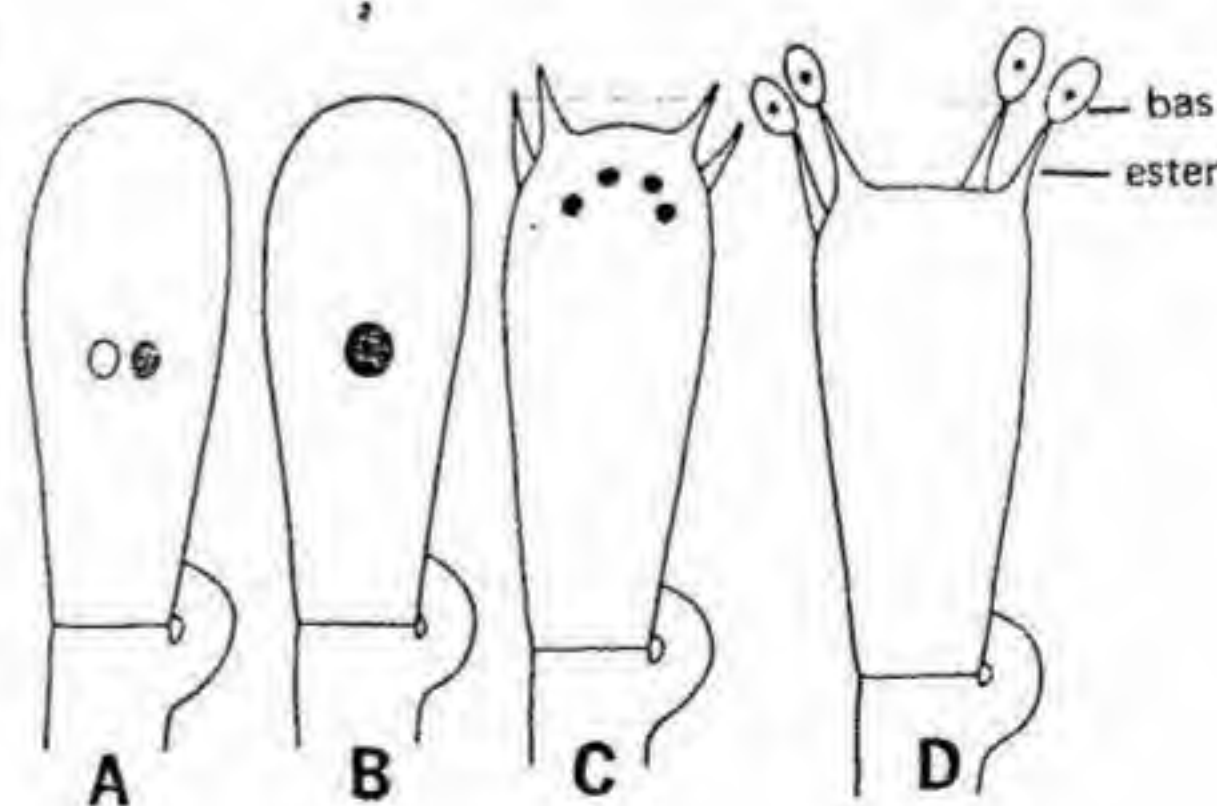


FIGURA 4-49 Desarrollo del basidio: A, célula dicariótica; B, cariogamia; C, meiosis; D, basidio maduro con basidiósporas exógenas; (bas) sostenidas por esterigmas (ester).

eyectadas desde sus esterigmas. A continuación, el basidio vacío se deshinch.

Los basidiocarpos de esta familia pueden variar desde estructuras irregulares y pobremente desarrolladas hasta formas tan complejas como las propias de los homobasidiomicetes. En diversas especies de *Tremella* (fig. 4-52 A, B), los basidiocarpos tienen forma de almohadilla y están irregularmente lobulados. La mayor parte de la superficie expuesta está cubierta por un himenio casi totalmente formado por basidios. Sin embargo, en los esporocarpos jóvenes de algunas especies, la zona

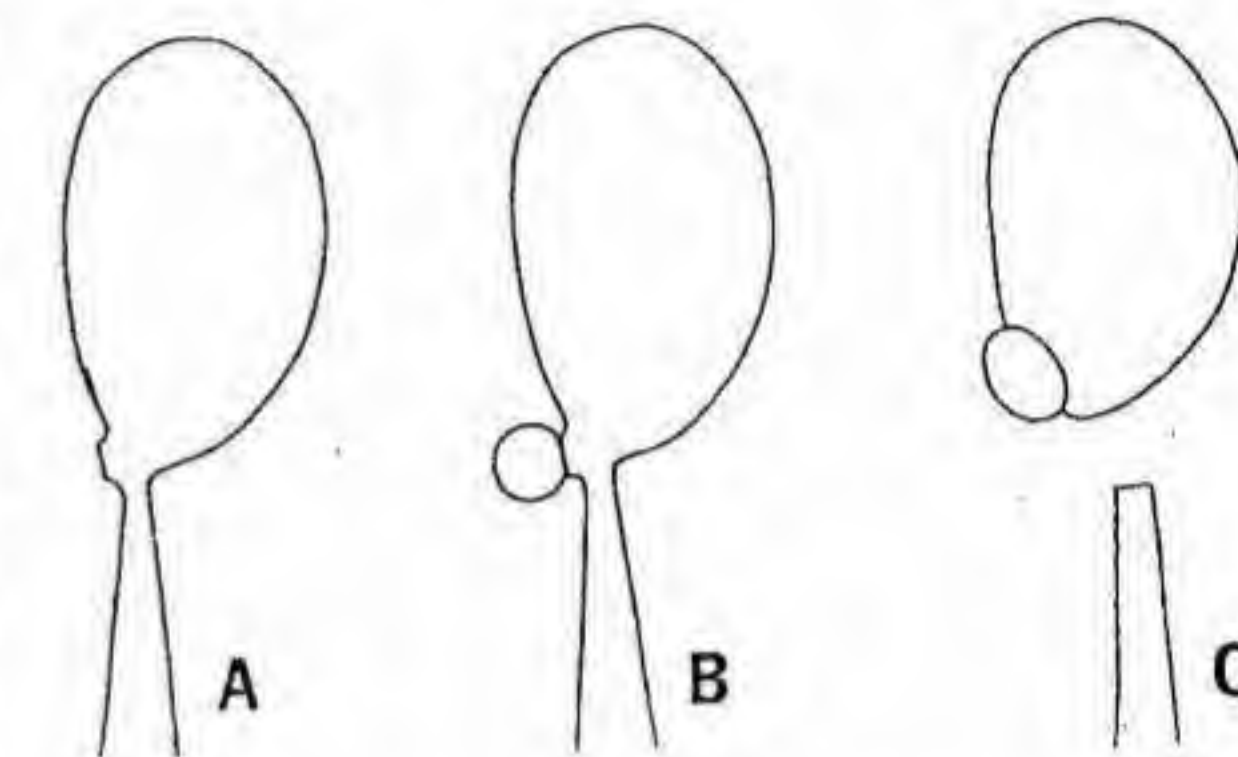


FIGURA 4-50 A-C, abstricción de una basidióspora.

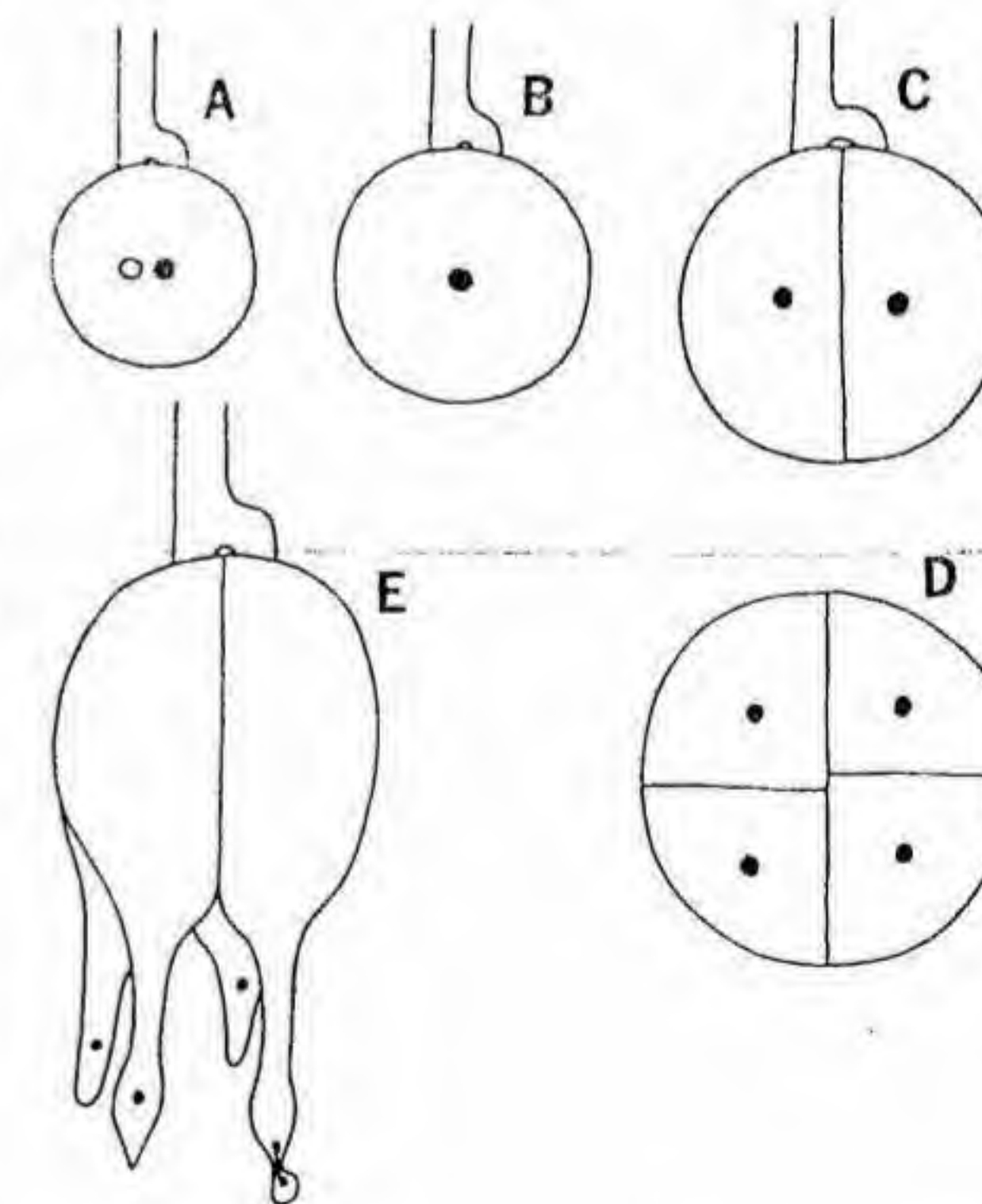


FIGURA 4-51 Desarrollo de un basidio septado longitudinalmente y en cruz.

himenial está cubierta por una capa de conidióforos y de conidios dicarióticos. En las especies de *Exidia*, de organización más compleja, los basidiocarpos tienen una forma más regular. Sobre su superficie morfológicamente superior (es decir, sobre la opuesta a la zona de contacto con el sustrato) tienen un himenio unilateral, formado tanto por basidios como por estructuras estériles del tipo de los basidios (fig. 4-53 A, B). En *Tremella*, las esporas lanzadas por los basidios vuelven a caer con frecuencia sobre el himenio. Esto sucede con menor frecuencia en *Exidia*, en donde el himenio está principalmente dirigido hacia abajo. Algunos géneros, como *Sebacina* y *Exidiopsis*, producen basidiocarpos efusos, que se extienden por encima de las superficies inferiores de los trozos de madera y de las ramas. En las formas más delicadamente efusas, la estructura está constituida casi exclusivamente por una capa himenial.

En el género *Aporpium*, el basidiocarpo posee poros; el himenio reviste la superficie de los poros. Los basidiocarpos de *Phlogiotis* (fig. 4-53 C) son pileados y estipitados, el himenio está limitado a la superficie inferior del píleo en forma de embudo. En este género, el desarrollo del basidiocarpo ha alcanzado un grado comparable al de muchas especies de homobasidiomicetes.

Las dacrimicetáceas poseen basidios no septados pero profundamente divididos; se denominan a veces basidios en "diapasón", a causa de su forma (fig. 4-54 C). El basidio joven o probasidio, tiene forma de porra. Después de la meiosis, se forman dos prolongaciones, rematadas cada una por un esterigma que sostiene una sola basidióspora. Dos de los cuatro núcleos pasan a las basidiósporas; los dos restantes degeneran dentro del basidio. Las basidiósporas maduras de la mayoría de los hongos dacrimicetáceos son septadas. En el momento de la germinación, dichas basidiósporas producen pequeños conidios o tubos germinales.

Hasta cierto punto, la forma del basidiocarpo, en esta familia, sigue una evolución paralela a la que hemos visto en las tremeláceas. En el género *Dacrymyces*, la forma del basidiocarpo es parecida a la de *Tremella*. *Dacrymyces deliquescens* (fig. 4-54 A-E) produce conjuntamente esporocarpos sexuales y asexuales, o bien pueden formarse esporas asexuales dentro de los basidiocarpos jóvenes. Los basidiocarpos tienen forma de almohadilla y poseen un himenio superficial continuo. Los esporocarpos asexuales presentan la misma forma, pero son rosados en vez de amarillos, como ocurre en las estructuras basidióforas. Los conidios dicarióticos, denominados artrósporas, son predominante-

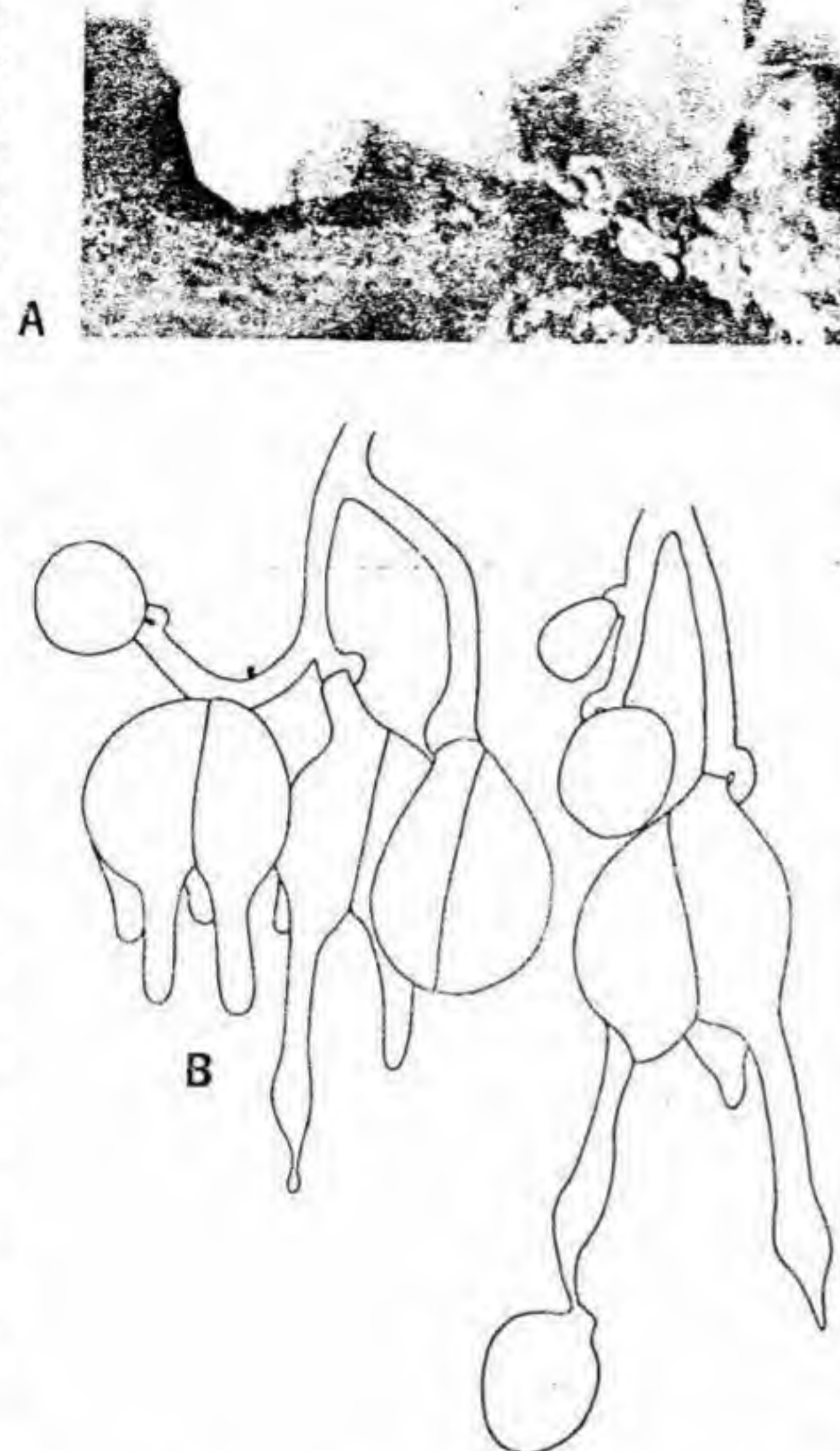


FIGURA 4-52 *Tremella aurantia*: A, basidiocarpo joven, x 2; B, parte del himenio mostrando basidios en distintas fases de su desarrollo, x 1200.

mente bicelulares y se desarrollan por separación de fragmentos de hifas (fig. 4-54 E).

Los basidios de *Calocera* se encuentran sobre basidiocarpos en forma de cuerno simple o ramificado. En el género *Guepinopsis* (fig. 4-54 F), la forma del basidiocarpo es parecida a la de algunos discomicetes.

En las auriculariáceas y familias próximas, el basidio tiene una porción esporógea cilíndrica

característica, constituida por cuatro células. Como en las tremeláceas, los septos se depositan durante la división meiótica del núcleo de fusión. Cada una de las cuatro células forma una prolongación, coronada por un esterigma portador de una sola basidióspora. Sobre el himenio de algunas especies se forman conidióforos y conidios.

Los basidiocarpos de la mayoría de géneros de auriculariáceas, como *Helicogloea* y *Helicobasidium*, son efusos y forman finas capas adherentes sobre la superficie inferior de la madera en descomposición. Los de *Auricularia* (fig. 4-55 A-D) son más complejos, presentan forma de oreja y están unidos al sustrato por su parte marginal. Los esporocarpos de *Auricularia* y de *Helicogloea* poseen textura gelatinosa; los de *Helicobasidium* presentan estructura en fieltro.

Cerca de la base, los basidios de *Helicogloea* poseen una estructura sacciforme, dentro de la cual tiene lugar la cariogamia (fig. 4-55 E, F). Los basidios de *Helicobasidium* (fig. 4-55 G, H) están arrollados en hélice y los de *Auricularia* son cilíndricos (fig. 4-55 B, C).

ORDEN UREDINALES. En las royas no se producen basidiocarpos, aunque llegan a formarse hasta cinco tipos distintos de esporas por cada especie. Las royas son todas parásitos obligados, y sus esporas se producen bajo la epidermis o bajo la corteza del hospedante. Las hifas son principalmente intercelulares y emiten haustorios. Sobre las hifas dicarióticas de algunas especies se ha citado la presencia de fibulas. Si una determinada especie de roya exige dos hospedantes distintos para completar su ciclo vital, decimos que es heteroica; son autoicas las formas que requieren un solo hospedante. Como podemos ver en la tabla 4-2, los dos hospedantes de las especies heteroicas pertenecen siempre a dos grupos muy distintos de plantas vasculares. El ciclo vital de *Puccinia graminis* (fig. 4-56) es típico de un cierto número de royas heteroicas. Las basidiósporas se liberan en primavera e infectan las hojas del agracejo, *Berberis vulgaris*. Sobre la superficie superior de las hojas (fig. 4-57 A) se forman espermogonios. Tienen aspecto de peritecio y contienen muchos y pequeños espermacios que son exudados junto con un líquido azucarado, el "rocío de miel". Craigie descubrió que si no se deja que los insectos visiten las hojas infectadas, sólo se desarrollan espermogonios y primordios de los ecidios. Demostró que en esta especie los espermogonios eran de dos tipos o fases sexuales, designadas normalmente como + y -. Los espermacios de tipo + deben ir a parar a hifas

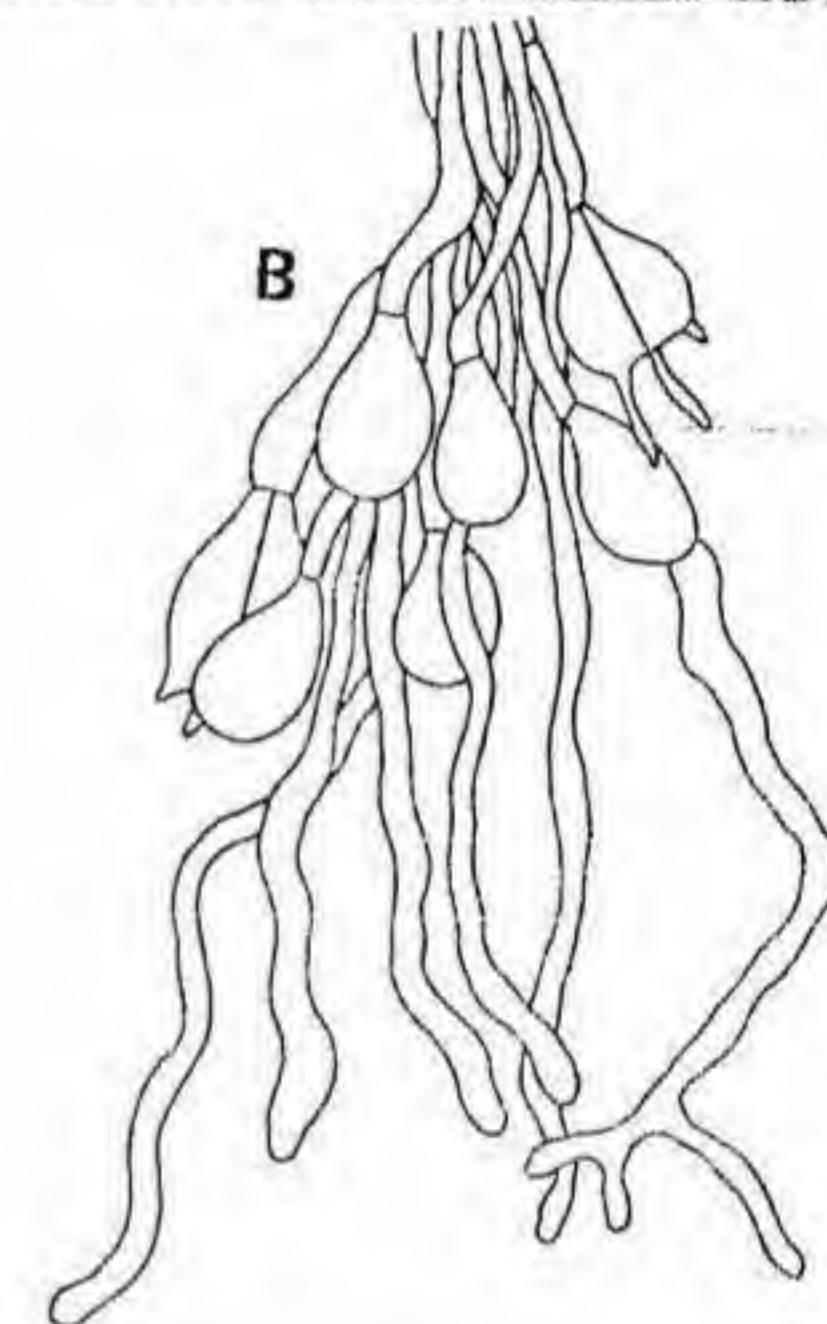
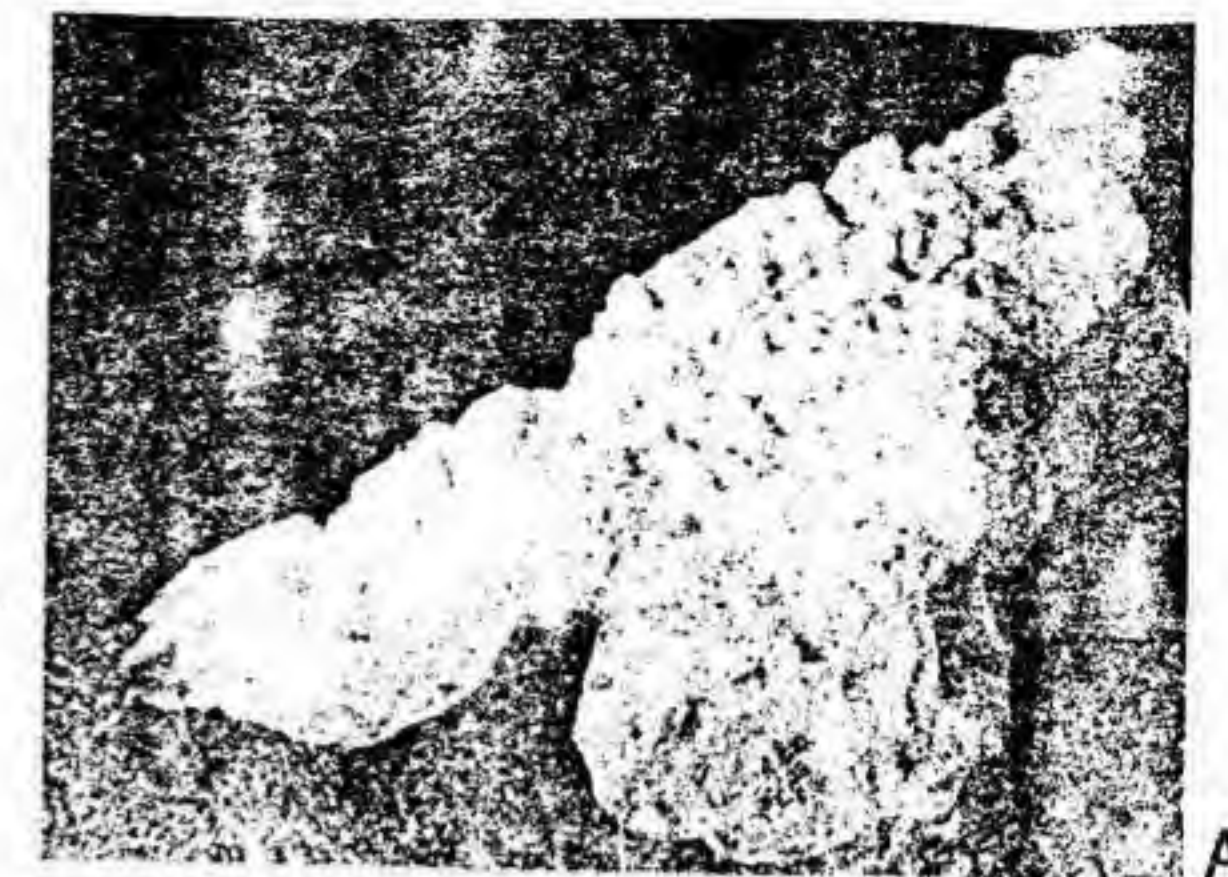


FIGURA 4-53 A, B, *Exidia candida*: A, aspecto del basidiocarpo, x 15; B, himenio con basidios y elementos estériles parafisoides, x 850. C, *Phlogiotis helvelloides*, x 1.

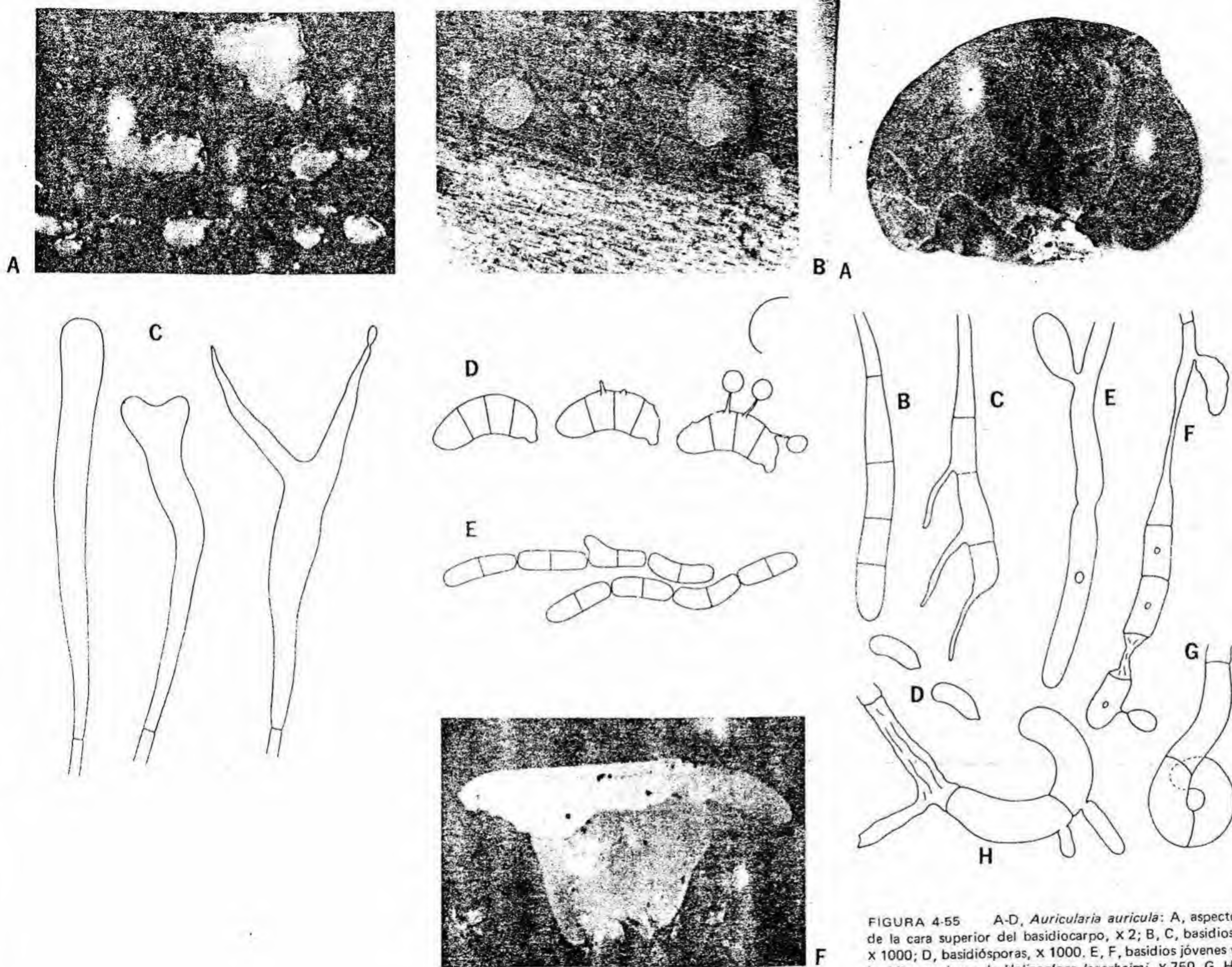


FIGURA 4-54 A-F, *Dacrymyces deliquescens*: A, fructificaciones conídicas, x 7; B, basidiocarpos, x 5; C, basidios, x 2000; D, basidiósporas, dos de las cuales han germinado para formar conidios, x 2000; E, conidios (de A), x 1450; F, basidiocarpo de *Guepiniopsis alpinus*, x 3.

FIGURA 4-55 A-D, *Auricularia auricula*: A, aspecto de la cara superior del basidiocarpo, x 2; B, C, basidios, x 1000; D, basidiósporas, x 1000. E, F, basidios jóvenes y basidios maduros de *Helicogloea lagerheimi*, x 750. G, H, basidios jóvenes y basidios maduros de *Helicobasidium corticioides*, x 750.

ecidios completan su desarrollo. Se supone que un núcleo transmitido por un espermacio hasta la hifa receptora lleva a cabo la dicariotización del primordio del ecidio. Los ecidios se forman principalmente sobre las superficies inferiores de las hojas y producen ecidiósporas dicarióticas (fig. 4-57 B), que infectan el trigo y las plantas muy próximas, sobre las cuales producen la fase urédica (fig. 4-57 C). Las uredósporas de *P. graminis* son esporas de repetición, que extienden la infección a otras plantas de trigo. A finales de verano se producen los telios (fig. 4-57 D); éstos contienen teliósporas pedunculadas, bicelulares y dicarióticas. Las teliósporas de ésta y de la mayoría de las especies de roya no son agentes de dispersión; se mantienen unidas a la gramínea y constituyen la fase de resistencia o de hibernación. Poco después de haber sido formadas tiene lugar la cariogamia dentro de sus células dicarióticas. En verano germinan *in situ*, produciendo basidios y basidiósporas (fig. 4-58). La meiosis se produce durante la germinación.

Puccinia malvacearum ataca diversas plantas de la familia de las malváceas y tiene un ciclo vital fuertemente simplificado. Esta especie presenta teliósporas parecidas a las de *P. graminis*, pero éstas germinan inmediatamente y las basidiósporas infectan nuevas plantas hospedantes. Sólo las teliósporas formadas al final de la fase de crecimiento funcionan como esporas perdurantes. A la primavera siguiente germinan e inician la infección. Se piensa que el micelio dicariótico se desarrolla después de la somatogamia entre dos micelios monocarióticos adyacentes.

Cronartium ribicola, denominado roya de las ampollas del pino, tiene un ciclo vital parecido al de *Puccinia graminis*. Sin embargo, existen algunas diferencias notables entre la morfología de ambos. En *C. ribicola*, los espermacios se producen sobre espermatóforos que forman una capa en empalizada debajo de la peridermis del hospedante. Previamente a la ruptura de la peridermis, estos espermacios son exudados junto con una secreción parecida al néctar. Al año siguiente se forman ecidios en la zona previamente ocupada por los soros de los espermacios. El ecidio es anaranjado o amarillo y está cubierto por una capa membranácea, el peridio. Estas grandes estructuras en forma de ampolla, que aparecen sobre pinos, son el origen del nombre de roya de las ampollas con el cual se conoce la forma ecídico-picnódica del hongo. Cuando el peridio ecídico se desgarrá, automáticamente, queda expues-

receptoras de espermogonios de tipo—, o viceversa, para hacer posible que los primordios de los

TABLA 4-2
ALGUNAS ROYAS HETEROICAS Y SUS HOSPEDANTES

Roya	Hospedantes	
	Espermogonios y ecidios	Uredios y telios
<i>Gymnosporangium clavariiforme</i>	Rosáceas (<i>Pyrus</i> , <i>Amelanchier</i>)	Cupresáceas (<i>Juniperus</i>)
<i>Melampsora abietis-canadensis</i>	Pináceas (<i>Abies</i>)	Salicáceas (<i>Populus</i>)
<i>Pucciniastrum epilobii</i>	Pináceas (<i>Abies</i>)	Onagráceas (<i>Epilobium</i> , <i>Clarkia</i> , etc.)
<i>Tranzschelia discolor</i>	Ranunculáceas (<i>Ranunculus</i> , <i>Anemone</i> , etc.)	Rosáceas (<i>Prunus</i>)
<i>Uredinopsis longimucronata</i>	Pináceas (<i>Abies</i>)	Polipodiáceas (<i>Athyrium</i> , <i>Dryopteris</i> , etc.)
<i>Uromyces lineolatus</i>	Umbellíferas (<i>Cicuta</i> , <i>Sium</i> , etc.)	Ciperáceas (<i>Scirpus</i>)

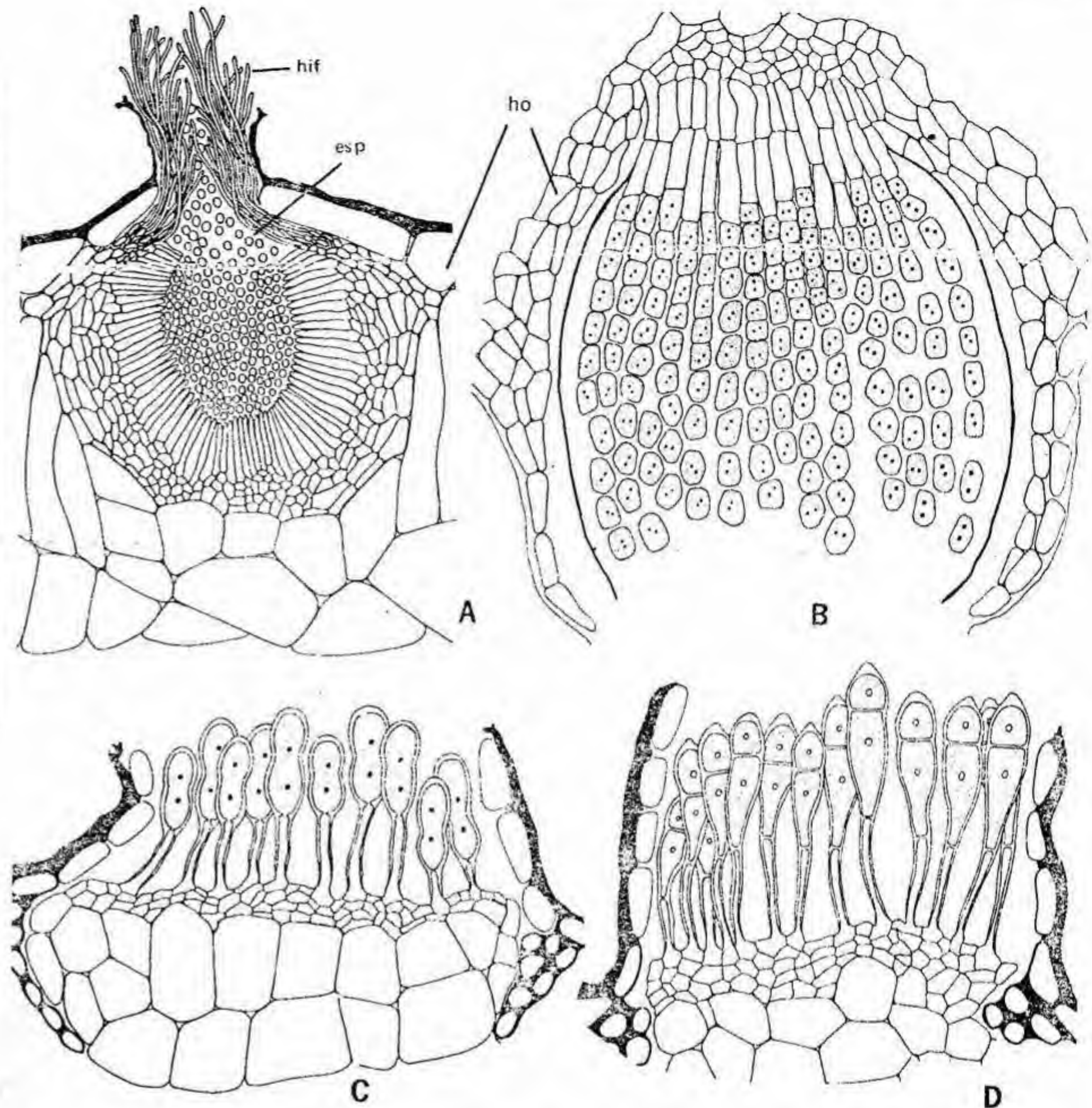


FIGURA 4-57 *Puccinia graminis*: A, corte de un espermogonio dentro de la hoja de un hospedante, x 550; B, ecidio y ecidiósporas, x 450; C, uredio y urediósporas, x 575; D, telio y teliósporas, x 420. *ho*, hospedante; *hif*, hifas receptoras; *sper*, espermacios.

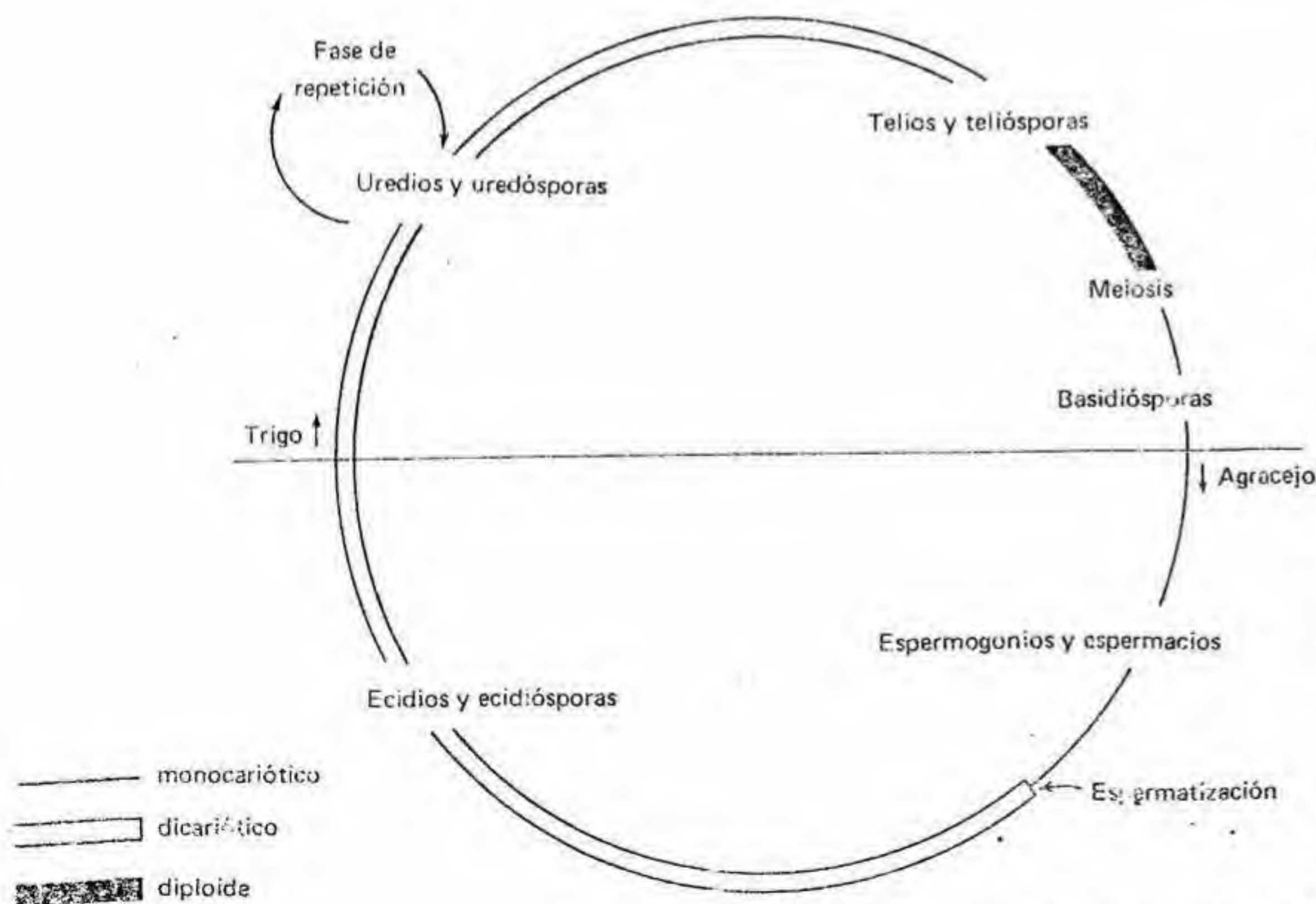


FIGURA 4-56 Ciclo vital de *Puccinia graminis*.

ta al exterior la masa pulverulenta de las esporas.

Las ecidiósporas infectan diversas especies de grosellero (*Ribes*) o de uva espina (*Grossularia*) en las que se forma el estadio urédico después de una semana o más. Las uredósporas funcionan como esporas de repetición, infectando otras plantas de grosellero o de uva espina. A finales de verano, sobre las hojas que llevaban uredios se desarrollan telios, en donde las teliósporas están sostenidas por

una columna. Dichas teliósporas son rectangulares y de paredes finas y están soldadas entre sí; germinan inmediatamente, y las basidiósporas infectan otros pinos blancos (fig. 4-59).

Los ejemplos estudiados aquí dan sólo una ligera idea de la variación de formas de esporas y de soros que se encuentra en la roya. Algunas de las diferencias notables en la forma de las teliósporas aparecen en la figura 4-60.

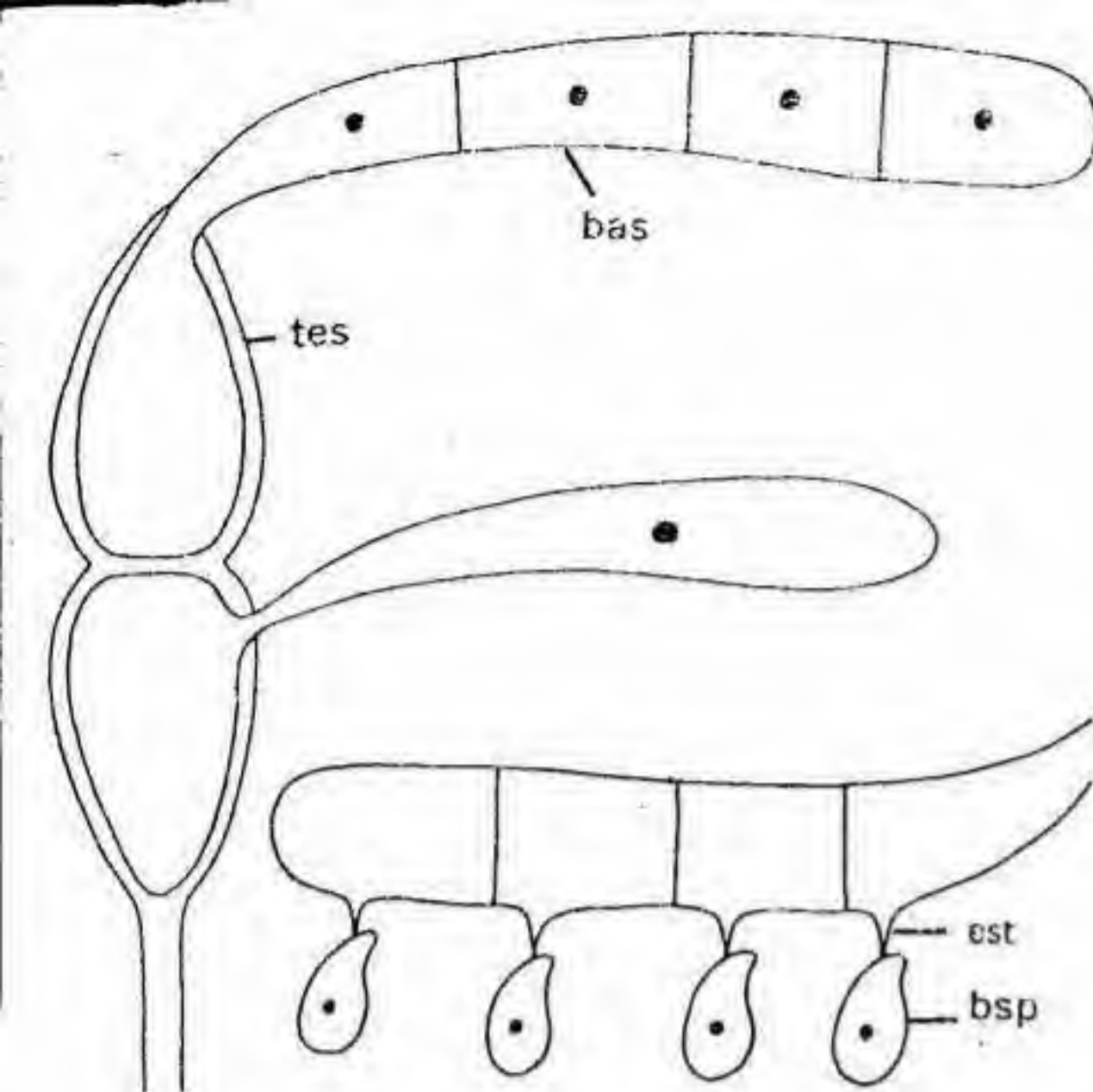


FIGURA 4-58 Desarrollo basial en *Puccinia* (tes, telióspora; bas, basidio; bsp, basidióspora; est, esterigma).

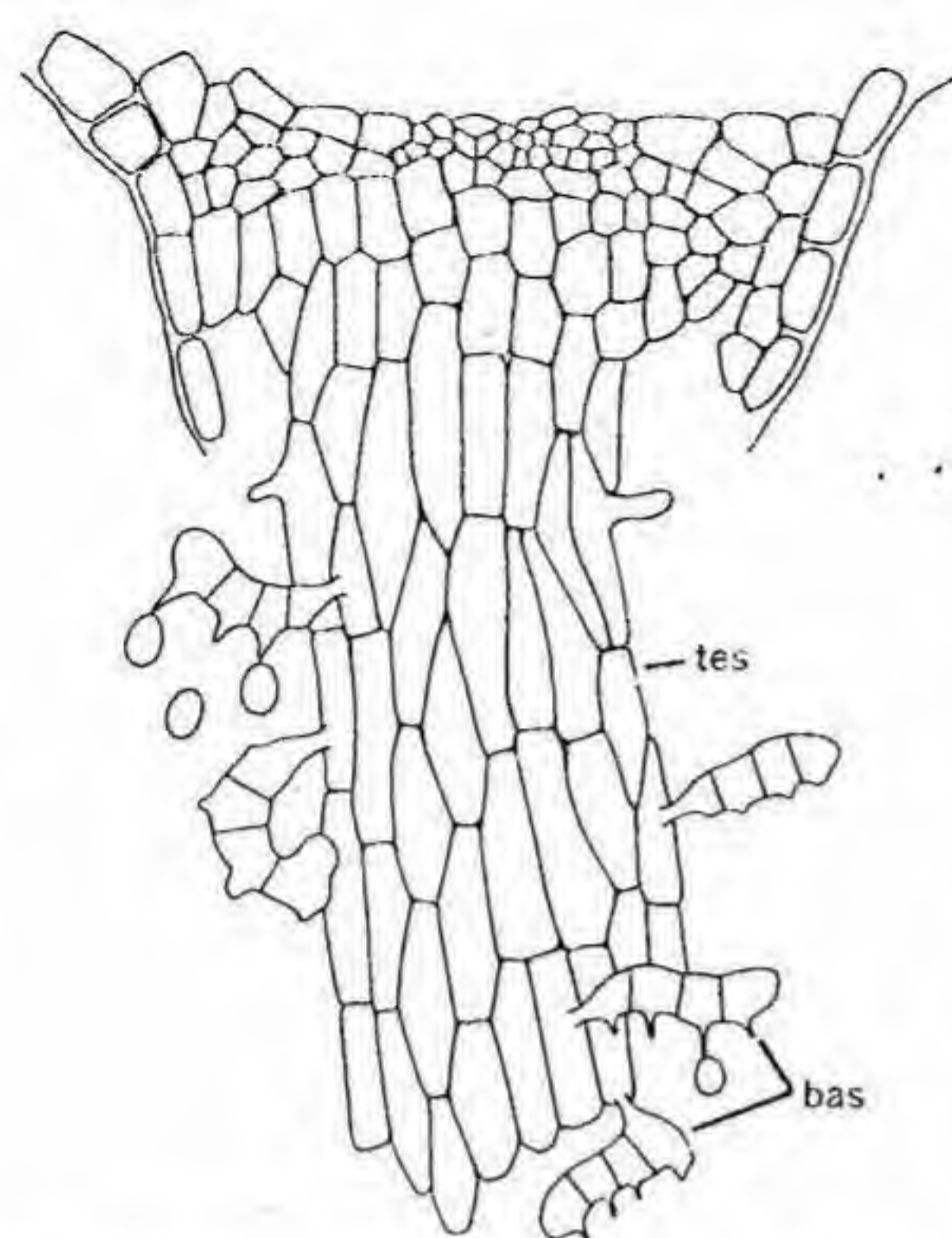


FIGURA 4-59 Sección longitudinal de un cuerno telial de *Cronartium ribicola*, x 465. Pueden observarse las teliósporas de pared fina (tes) unidas entre sí, algunas de las cuales han germinado y producido basidios (bas).

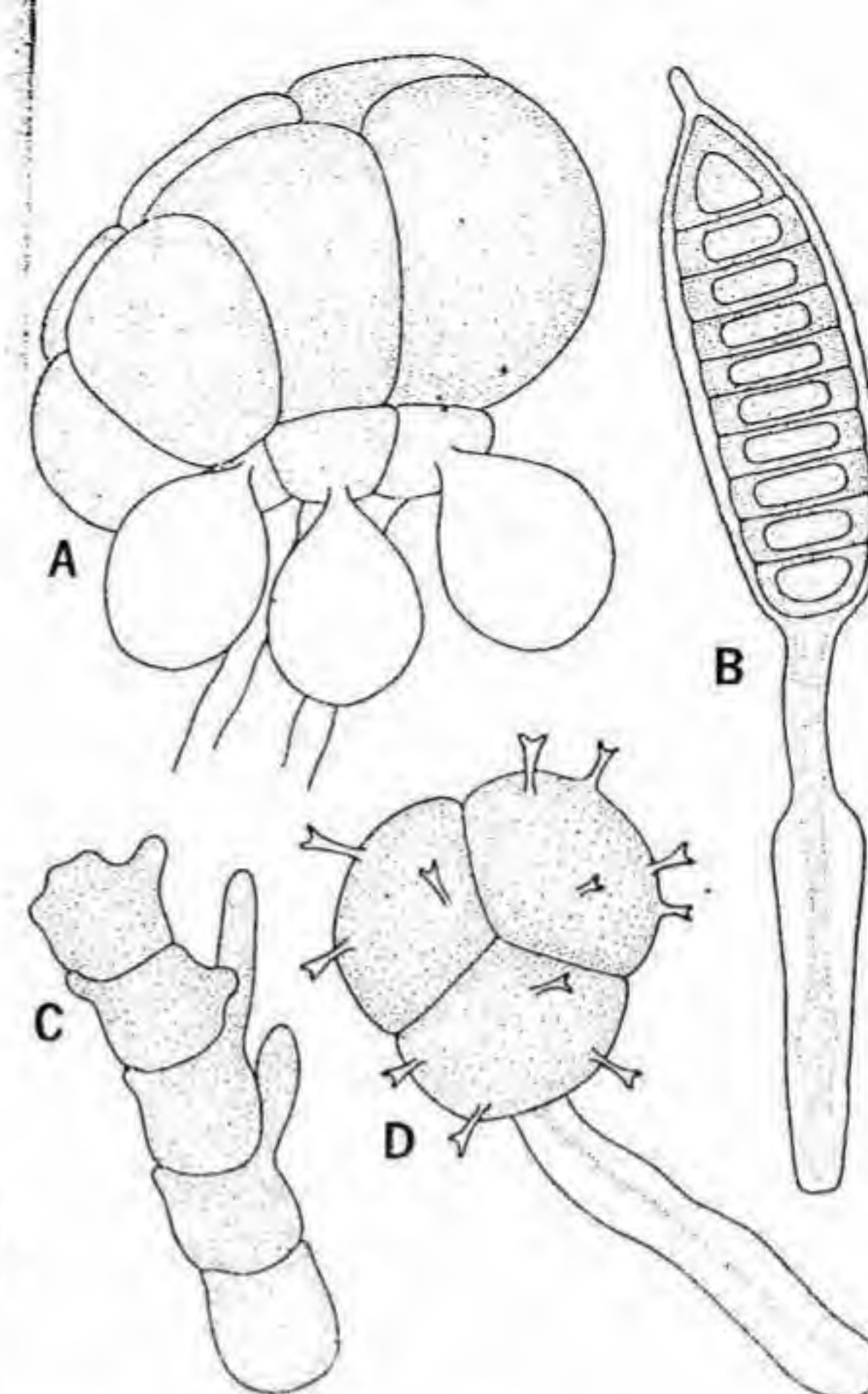


FIGURA 4-60 Diversas teliósporas de las royas: A, *Ravenelia*, x 860; B, *Phragmidium*, x 605; C, *Kuehneola*, x 640; D, *Nyssopsora*, x 885.

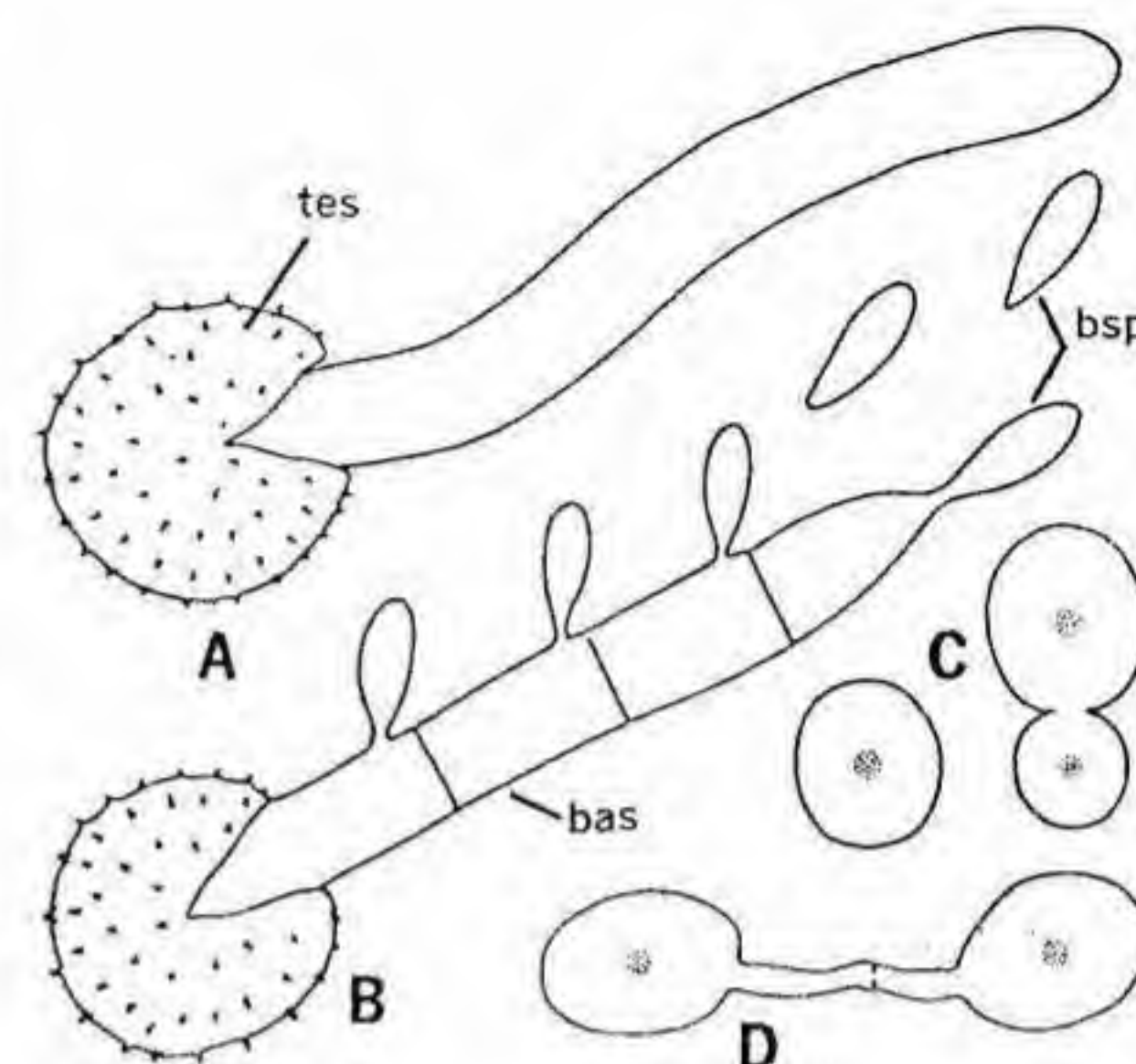


FIGURA 4-61 *Ustilago*: A, teliósporas durante la germinación, x 2600; B, basidio maduro con basidiósporas (tes, telióspora; bas, basidio; bsp, basidióspora); C, células producidas por gemación de las basidiósporas; D, conjugación.

mecanismo de abstracción parece diferir del de otros basidiomicetes.

Las basidiósporas gemiformes de *Ustilago* pueden multiplicarse por nuevas gemaciones (fig. 4-61 C) y, en cultivo, se producen colonias levaduriformes. Si dos células compatibles quedan una cerca de la otra (fig. 4-61 D), se forman tubos de conjugación entre ellas. Con frecuencia, se producen conjugaciones entre las esporas de *Tilletia* mientras éstas están madurando sobre los basidios. Esta conjugación viene seguida por una fase dicariótica, aunque en los cultivos ésta puede tener una duración limitada. Según parece, en la naturaleza estos hongos conjugan sobre la planta hospedante o en su interior, con lo que se conserva un micelio dicariótico estable. En la mayoría de las especies, la infección por un micelio monocariótico tiene una importancia limitada.

En sus primeras fases, el micelio dicariótico es intracelular en la planta hospedante y más tarde se hace intercelular. Con frecuencia, en esta última fase se observan haustorios y también pueden encontrarse fíbulas en abundancia. Normalmente, el micelio se desarrolla dentro de los tejidos meristemáticos del hospedante y va creciendo paralela-

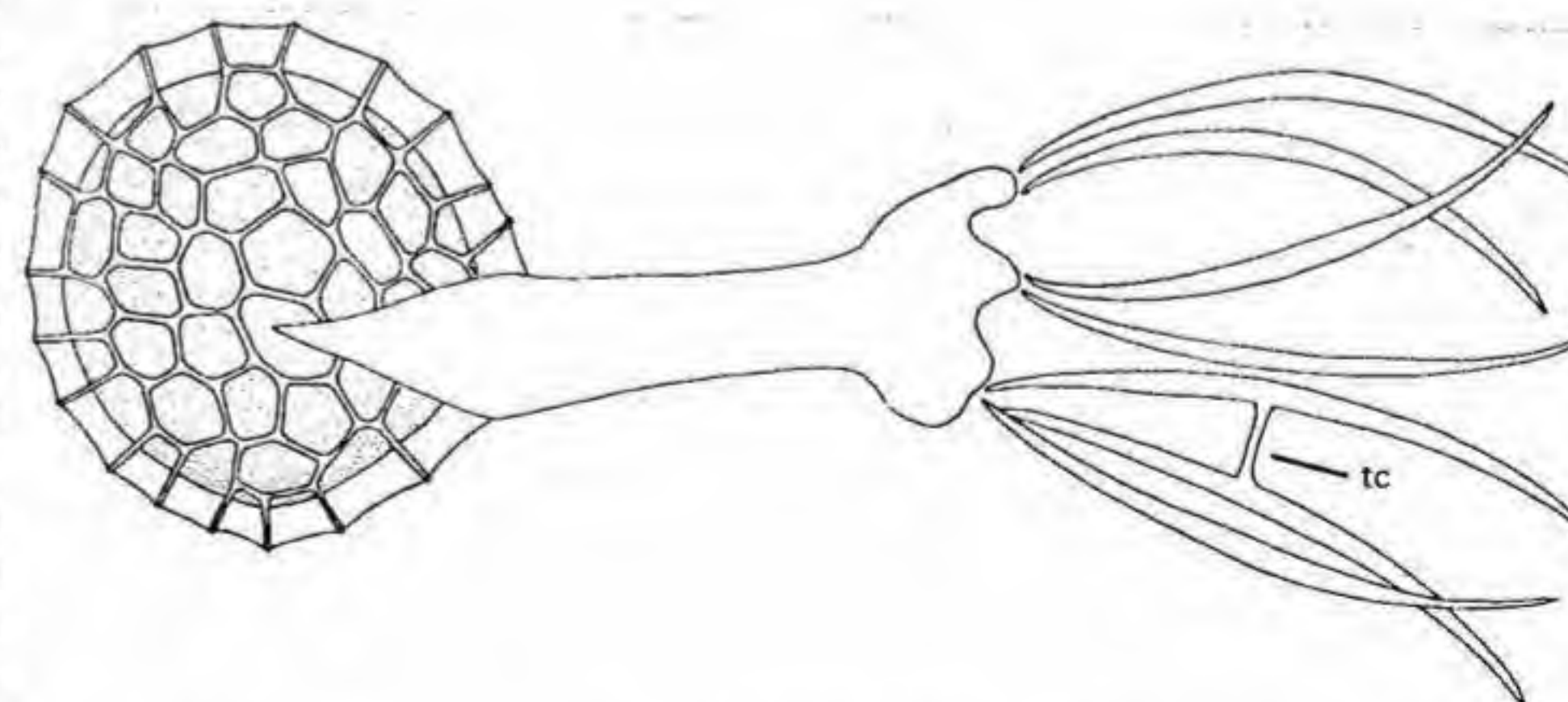


FIGURA 4-62 Telióspora y basidio maduro de *Tilletia*. Obsérvese el tubo de conjugación (tc) establecido entre dos basidiósporas, x 2000.

ORDEN USTILAGINALES. Al igual que las royas, los tizones son todos parásitos de plantas vasculares. Sin embargo, los tizones pueden ser obtenidos en cultivo, y se ha logrado que algunas especies completen su ciclo vital en estas condiciones. Todas las especies conocidas necesitan un solo hospedante para completar su desarrollo. La mayoría de ellas tienen una sola fase de espora binucleada, pero algunas especies producen conidios sobre los micelios mono- o dicarióticos.

La espora perdurante, o telióspora, se considera homóloga de la de las royas. Normalmente está formada por una sola célula, al principio dicariótica y típicamente provista de una pared gruesa. Las teliósporas de algunas especies constituyen masas compuestas denominadas pelotas de esporas. Al germinar, la telióspora origina uno o varios basidios cilíndricos (fig. 4-61 A, B), septados transversalmente en las ustilagináceas y parecidas a los basidios de las royas. Al llegar a la madurez, cada célula origina una o más basidiósporas. Las basidiósporas se originan por gemación a partir de las paredes laterales del basidio y, a diferencia de las royas, no presentan abstricción. En las tilietiáceas, los basidios son cilíndricos y aseptados o poseen solamente un septo transversal único (fig. 4-62). Las esporas de este grupo son aciculares y van unidas al ápice del basidio. Al llegar a la madurez, cada una de ellas es eyectada por el basidio, pero el

mente al desarrollo del meristemo. Las porciones más viejas de las hifas —por ejemplo, las de la parte madura del hospedante— mueren. En las zonas meristemáticas, en los ovarios infectados o en otras partes de los hospedantes, se forman masas de teliósporas (soros). Las hifas de los soros están constituidas por numerosas células dicarióticas cortas (fig. 4-63). Estas se van hinchando y aparece una nueva pared alrededor del protoplasto de cada célula. La pared celular anterior se gelatiniza y acaba desapareciendo. El llamado soro no queda rodeado por una capa de hifas fúngicas a modo del peridio, sino que, con frecuencia, está más o menos encerrado dentro de los tejidos del hospedante. Al llegar a la madurez, las masas de teliósporas, secas y pulverulentas, quedan expuestas al exterior por desintegración de los tejidos del hospedante. Las teliósporas pueden encontrarse aisladas o agrupadas en pelotas, tanto en las ustilagináceas como en las tilefiáceas. En muchas especies, la pared de las esporas está grabada según un dibujo característico. Las teliósporas de las diversas especies de *Urocystis* (fig. 4-64 A) están provistas de una capa de células de revestimiento estériles.

En el género *Entyloma*, las esporas se desarrollan aisladamente dentro de la hoja del hospedante o en otros tejidos (fig. 4-64 B). Las teliósporas están dispersas por los tejidos del hospedante y no forman masas. No salen del tejido del hospedante, sino que germinan *in situ*. Cuando ocurre esto, el alargado basidio se extiende a través de la pared del tejido viejo del hospedante hasta permitir que se formen basidiósporas en el exterior.

Los tizones pueden infectar la planta hospedante de varias maneras. Las teliósporas de algunas especies se pegan a las semillas del hospedante, infectando la plántula en el momento de la germinación. En otras, las flores o los meristemos del hospedante son infectados por esporidios o conidios. Quizás en este aspecto, las más evolucionadas sean ciertas especies de *Ustilago*. Por ejemplo, en *U. tritici*, la infección del embrión en fase de desarrollo puede realizarse en el momento de la floración. En la zona meristemática del embrión penetra un tubo de infección, que se mantiene allí en fase de vida latente hasta que la semilla germina. Las esporas de diversas especies de tizones, como las de *U. maydis*, pueden mantener su viabilidad y su poder infeccioso cuando están en masa, por espacio de cinco a diez años. Sin embargo, en algunos tizones, el período de viabilidad de las esporas en estado libre en el suelo es inferior a sesenta días. Si las teliósporas germinan sobre montones de estiércol o sobre suelo rico en materia orgánica,

las basidiósporas continúan dividiéndose por gemación. De esta forma, pueden formarse grandes cantidades de inóculo.

Los tizones parasitan un cierto número de plantas económicamente importantes, especialmente cereales. Puesto que normalmente infectan las inflorescencias o los frutos, la producción y la calidad de las cosechas quedan fuertemente afectadas. Diversas especies de *Ustilago* y de *Tilletia* son responsables de pérdidas que alcanzan muchos millones de hectolitros de grano al año. Por ejemplo, en ciertas estaciones, *U. maydis* (fig. 4-65) es el más destructor de los parásitos del maíz. La reducción de la producción debida a esta especie supera, algunas veces, la cuarta parte de la pérdida total provocada por todas las enfermedades del maíz.

SUBCLASE HOMOBASIDIOMICETIDAS

La mayoría de los hongos grandes y bien visibles conocidos, como las setas, los cuescos de lobo, los yesqueros, etc., pertenecen a los homobasidiomicetes. Están caracterizados por la presencia de basidios no septados, claviformes o cilíndricos. Sus basidiósporas germinan mediante la formación de un tubo germinal. En su mayoría, producen basidiocarpos que en muchas especies están altamente desarrollados. Los homobasidiomicetes son principalmente saprobios y crecen sobre el suelo, estiércol o madera muerta. Su actividad en la descomposición de estos materiales es un fenómeno beneficioso de importancia vital; sin embargo, también es causa de importantes pérdidas económicas, debido al ataque de maderas en pie y cortadas. Unas pocas especies parasitan plantas verdes y pueden formar asociaciones micorrícicas con ellas. Algunas especies viven también en estrecha asociación con animales; por ejemplo, *Termitomyces*, un género de hongo provisto de láminas, vive en los termiteros.

CICLOS VITALES. Los ciclos vitales de los homobasidiomicetes son relativamente sencillos. El ciclo vital que aparece ilustrado en la figura 4-66 es típico de la mayoría de especies heterotálicas, que comprenden la mayoría (aproximadamente un 90 %) de aquellas cuya sexualidad ha sido objeto de estudio. Aproximadamente un-tercio de las especies heterotálicas son bipolares y el resto de las especies son tetrapolares.

Pueden producirse dicariorización por somatogamia entre dos micelios monocarióticos o por fusión entre esporas y micelios. La transferencia del

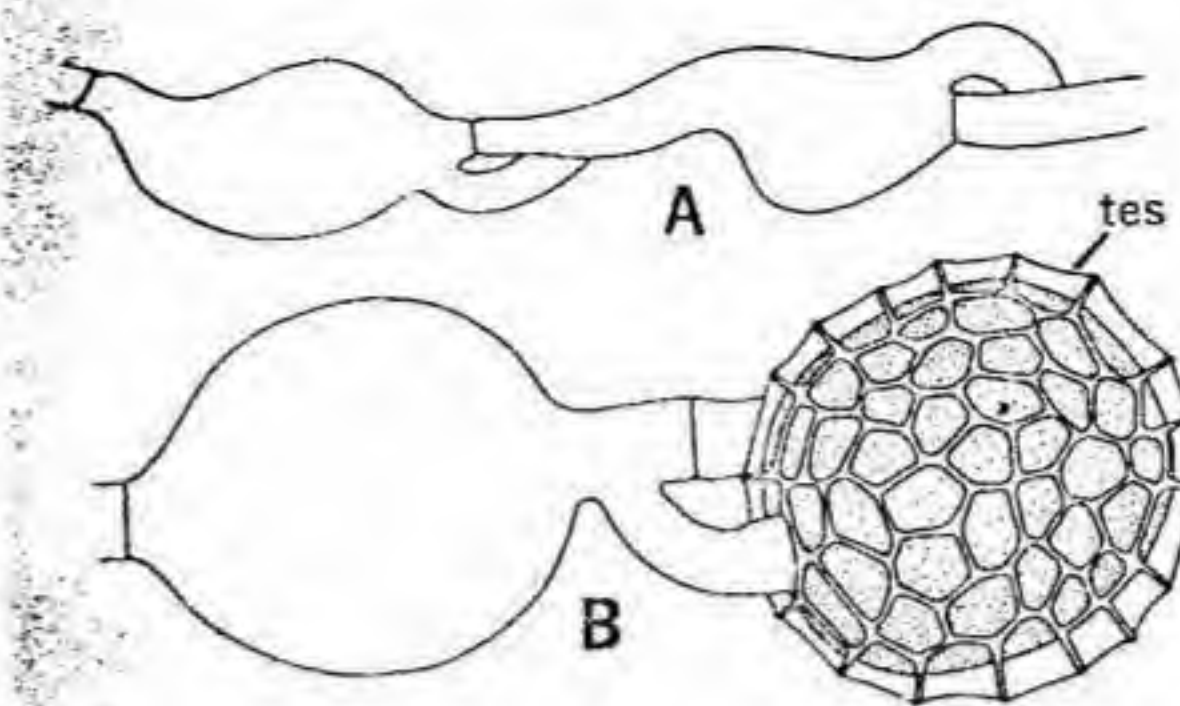


FIGURA 4-63 Desarrollo de las teliósporas en *Ustilago commelina*: A, primera fase del desarrollo mostrando las células hifales con fíbulas y septos, X 2000; B, fase posterior con una telióspora madura (tes), X 2000.

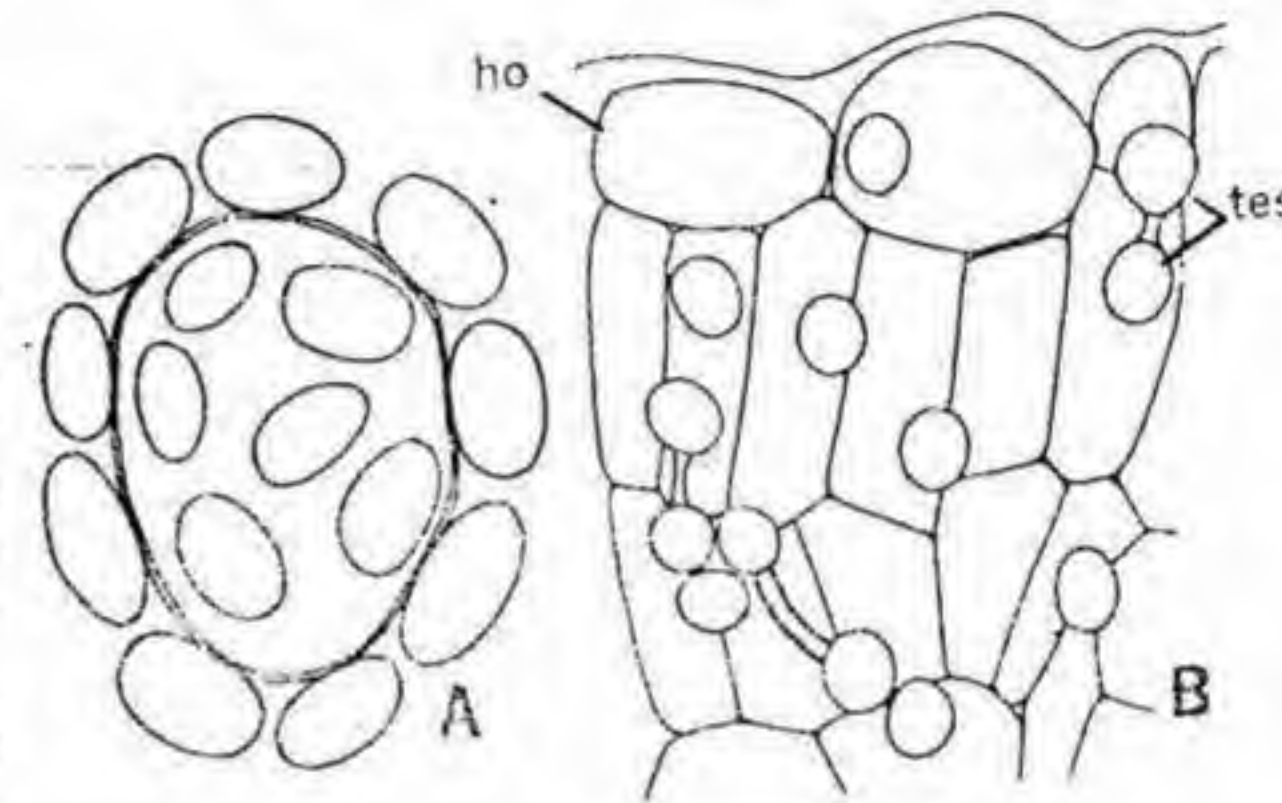


FIGURA 4-64 A, una telióspora de *Urocystis cepulae* con células estériles revistiendo la célula fértil, X 2500; B, corte de una hoja del hospedante mostrando teliósporas de *Entyloma*, X 500 (distribuidas por su interior tes, teliósporas; ho, tejido del hospedante).

núcleo puede realizarse desde un micelio dicariótico a otro monocariótico, produciéndose así la dicariorización de este último. El micelio dicariótico es, en la mayoría de los homobasidiomicetes, la principal fase asimiladora. En algunas especies habitantes del suelo o de la madera, puede continuar creciendo durante centenares de años. Los "corros de brujas", característicos de muchas especies de setas, están producidos por la actividad reproductora de micelios perennes de este tipo. En estas formas, el micelio crece radialmente a partir de un punto inicial de partida y, a medida que aumenta el diámetro, las porciones más viejas correspondientes a la parte central del micelio mueren. El período de crecimiento continuo (es decir, la edad) de un micelio de este tipo puede calcularse determinando el aumento anual y el diámetro total del anillo. Así, en algunos casos, ha podido esti-



FIGURA 4-65 *Ustilago maydis*: los granos infectados de la parte superior de la mazorca se han desgarrado, liberando esporas pulverulentas, X 0,75.

marse que la edad era superior a 500 años.

Se sabe que las especies que provocan la descomposición de la madera y que habitan sobre la madera dura de árboles vivos crecen también durante siglos. Los basidiocarpos de algunos de ellos, como los de *Fomes*, son también perennes; se han citado algunos ejemplares de *F. igniarius* que han alcanzado edades de 80 años o más.

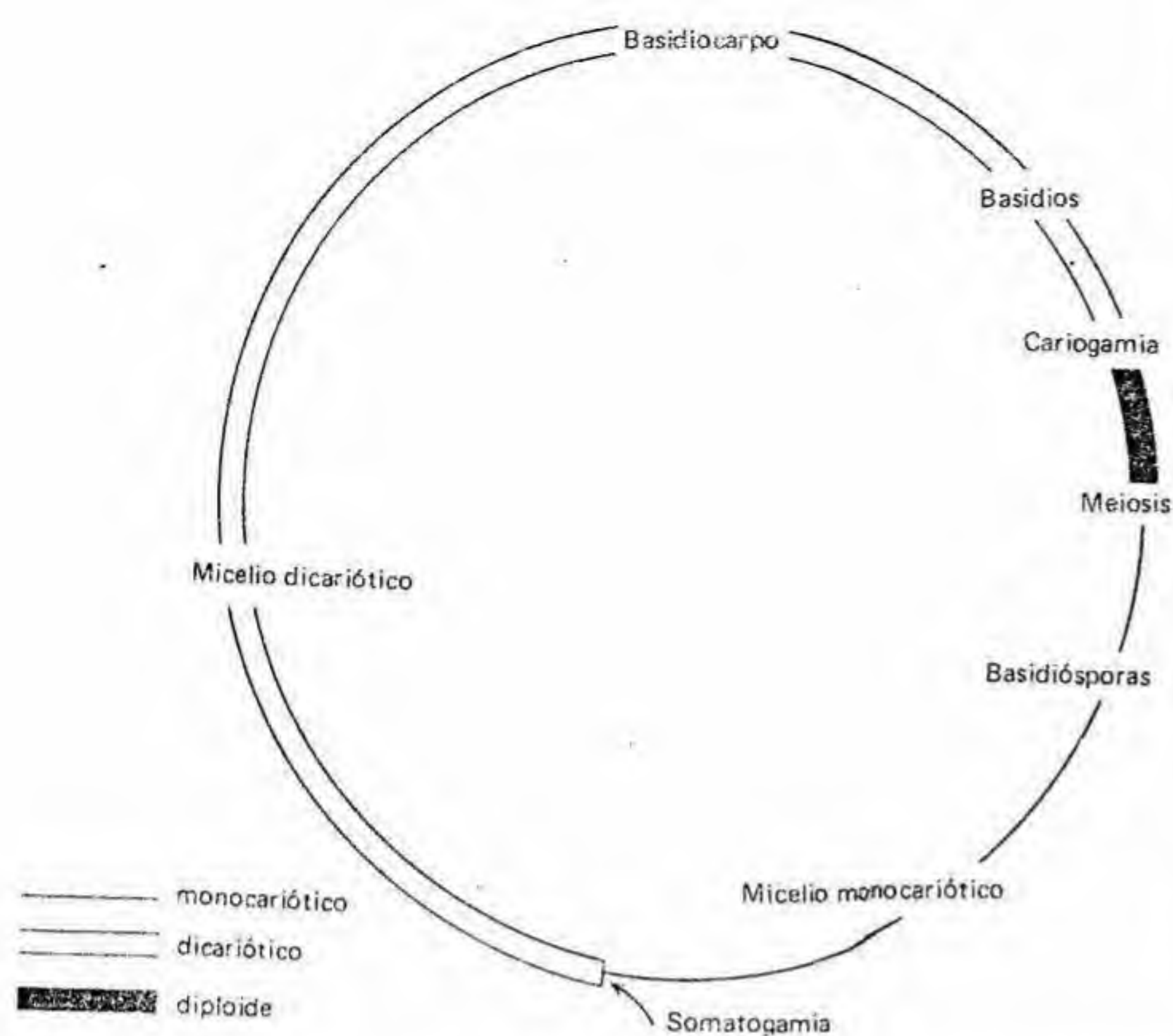


FIGURA 4-66 Ciclo vital típico de los homobasidiomicetes.

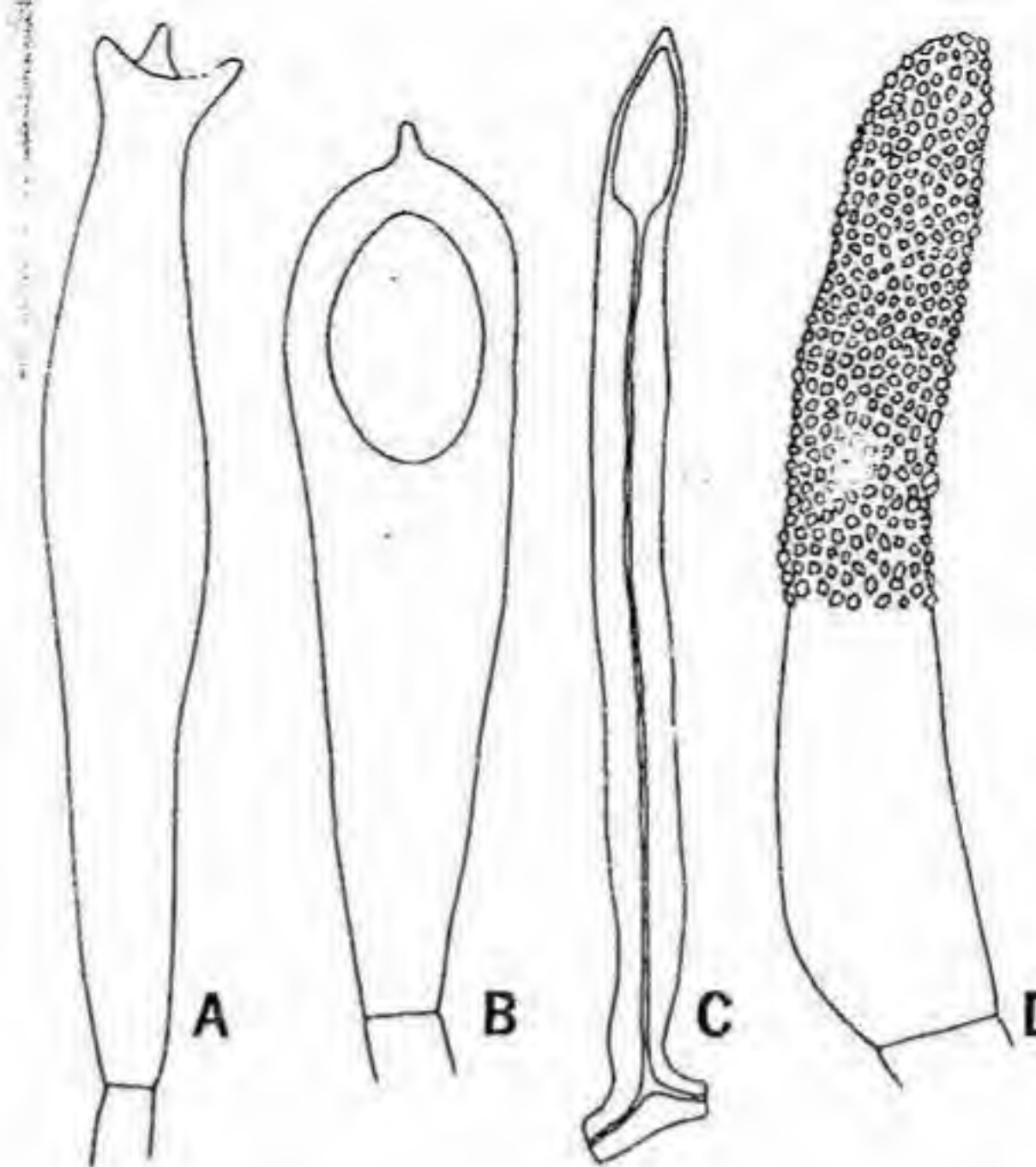


FIGURA 4-67 A-D, cistidios característicos del himenio de diversas homobasidiomicéticas: A, x 800; B, x 2250; C, x 1660; D, x 2080.

Pueden tener las paredes gruesas o finas y algunas veces están incrustados de materiales cristalinos. La función de los elementos estériles, si es que tienen alguna, es, en la mayoría de los casos, desconocida. Los cistidios de algunas especies provistas de laminillas —por ejemplo, *Coprinus atramentarius*— mantienen la separación entre las superficies himeniales de las laminillas adyacentes. Se ha propuesto también la idea de que otras estructuras estériles protegen el delicado himenio frente al daño que le pudiera causar pequeños caracoles y babosas.

LA CONFIGURACION DEL HIMENIO. En los himenomicetes más sencillos, el himenio descansa sobre unas capas que actúan como soporte y es unilateral o anfigeno —es decir, formado sobre la totalidad de la superficie del basidiocarpo—. La formación de pequeñas fosetas o de relieves en forma de diente sobre las capas portadoras del himenio sirve para aumentar la superficie himenial. En alguna forma, este aumento en la superficie se ha obtenido mediante ramificación y aumento de tamaño de la estructura himenófora. La superficie himenial máxima en relación con el tamaño del basidiocarpo se encuentra en aquellas especies de configuración himenial en poros o en láminas (fig. 4-68 C, D). Los llamados poros son en realidad pequeñas cámaras tubulares que se extienden a lo largo de una cierta longitud hacia el interior del basidiocarpo. La superficie de dichas cámaras está totalmente cubierta por el himenio. La parte himenófora —es decir, la que está entre dos himenios adyacentes— es la trama; en las especies provistas de laminillas, la porción interior de éstas se denomina también trama (fig. 4-79 D). En los himenomicetes más complejos, el himenio y la trama van unidos a la superficie inferior de un sombrerillo o píleo. La parte interior estéril del píleo o “carne”, se denomina contexto (fig. 4-79 B).

EL BASIDIOCARPO. Los basidiocarpos varían ampliamente según su forma general, su textura y su estructura microscópica. Los basidiocarpos más sencillos forman una capa aplanada, a menudo de crecimiento indefinido. Estos basidiocarpos se denominan efusos (fig. 4-68 A) y normalmente se presentan sobre la superficie o cara inferior del sustrato.

La mayoría de las especies de *Peniophora* poseen basidiocarpos efusos. Sin embargo, en otras especies, y en *Stereum*, un género próximo, el basidiocarpo es con frecuencia efuso-reflexo

afecto, las dos direcciones evolutivas tuvieron lugar probablemente al mismo tiempo en algunos grupos y por separado en otros. A resultas de ello, las especies actuales presentan muchas pruebas de evolución convergente. Los sistemas de clasificación más antiguos estaban basados sobre los parecidos en la estructura general, especialmente en la configuración del himenio. Pero, a causa de este paralelismo observado en la evolución, estos sistemas de clasificación deben considerarse actualmente como artificiales.

EL HIMENIO. Aunque el himenio de los basidiomicetes parece ser, después de un examen somero, más bien uniforme desde el punto de vista microscópico, es relativamente variable de una especie a otra. Las diferencias más significativas residen en los mismos basidios, que en muchos casos son los mejores indicadores para poner de manifiesto las relaciones. Además de los basidios, en el himenio de muchos himenomicetes se producen elementos estériles. Quizás la más común de estas estructuras estériles es la denominada cistidio (fig. 4-67). Los cistidios son de estructura variada, típicamente hialinos, ligeramente más anchos que los basidios y muy prominentes por encima de ellos.

CLASIFICACION. Los exobasidiales, un pequeño orden de parásitos de plantas, no forman basidiocarpos. Los basidios de *Exobasidium*, el único género de este orden, se encuentran dispersos sobre la superficie de las partes infectadas del hospedante. El resto de los homobasidiomicetes puede agruparse de modo conveniente en dos series, los himenomicetes y los gasteromicetes. Los basidios de los himenomicetes se forman sobre una capa himenial bien diferenciada y quedan en contacto con el exterior desde antes de la madurez de las basidiósporas. Dichas esporas sufren una abstricción violenta y son dispersadas por el viento. Los basidiocarpos de los gasteromicetes son cerrados, aunque pueden abrirse después de la madurez de las basidiósporas. Los basidios están dispuestos en capas himeniales definidas en algunos gasteromicetes, y en otros están dispuestos de forma irregular. La dispersión de las basidiósporas se realiza mediante un cierto número de mecanismos distintos. Las basidiósporas no sufren abstricción, sino que quedan libres por ruptura de su unión con el esterigma o por disolución del basidio.

Ni los himenomicetes ni los gasteromicetes se consideran grupos naturales. Se dispone ahora de buenas pruebas que testifican la derivación polifilética de un cierto número de gasteromicetes a partir de distintos antecesores himenomicetes. Asimismo, tampoco este último grupo nos aparece ya como un conjunto tan homogéneo como se pensaba anteriormente.

Himenomicetes

La abstricción de las basidiósporas, unida a la diseminación por el viento, es un método de dispersión altamente eficaz. Una vez establecido en el transcurso de la evolución de los basidiomicetes, probablemente este grupo continuó desarrollándose de acuerdo con dos tendencias: 1) hacia el aumento del área superficial del himenio, y 2) hacia cambios en la forma del basidiocarpo conducentes a lograr una mayor eficacia en la dispersión de las esporas. No debe considerarse que estas dos tendencias se hayan excluido mutuamente. En

(fig. 4-68 B). Tiene una región resupinada unida al sustrato y una región reflexa en forma de escudo. El píleo es, en algunas formas (como en los hongos yesqueros, fig. 4-68 C), sésil y unido

lateralmente al sustrato, mientras que otros están dotados de un pedúnculo bien diferenciado deno miado estipe (fig. 4-68 D). Los himenios de lo tipos de basidiocarpos que acabamos de mencio

nar son unilaterales o se encuentran limitados a las superficies inferiores. En *Clavaria* y formas próximas, con formas más o menos anfigenas, los basidiocarpos son sencillos y claviformes, o rami ficados en forma coraloides (fig. 4-68 E).

Cuando la superficie del himenio se moja, se interrumpe la dispersión por la abstricción de las esporas. En los tipos coraloides erectos y en ciertos otros, el himenio queda directamente ex puesto a la lluvia. En éstos, las esporas pueden sufrir la abstricción, pero no caen libremente si el himenio está mojado. En cambio, en los basidio carpos en forma de ménsula y en los pileados, la superficie del himenio está protegida frente a la lluvia.

La forma del basidiocarpo no está directa mente relacionada con la configuración del himenio. Así, especies efusas o resupinadas pueden tener el himenio sobre superficies lisas, dentadas o poradas. Las especies en forma de ménsula y las provistas de píleo pueden también tener dife rentes tipos de configuración himenial.

La textura del basidiocarpo es una caracterís tica más bien confusa, que varía con la edad y con el contenido en agua de cada individuo. Sin embargo, es, en parte, un reflejo directo de la

anatomía microscópica del basidiocarpo. Las se tas carnosas y otros himenomicetes están forma dos por hifas de paredes finas, con frecuencia hinchadas (fig. 4-69 A). Los basidiocarpos co riáceos o suberosos están formados, en gran par te, por hifas de paredes gruesas (fig. 4-69 B).

ORDEN POLIPORALES. Este orden compren de un gran número de especies de forma extre madamente variada. En las clavariáceas, los basi diocarpos son erectos, ramificados o sencillos. En su mayoría crecen sobre el suelo, pero algunas especies pueden crecer sobre plantas vivas o muertas. Las especies de *Typhula* (fig. 4-70 A), algunas de las cuales parasitan plantas vasculares, producen esclerocios parecidos a los de ciertos ascomicetes. Aunque son muy pequeños, los basi diocarpos producidos a partir de estos esclerocios son parecidos por su forma a las inflorescencias de *Typha*. El himenio cubre solamente la porción ligeramente ensanchada del basidiocarpo. Las es pecies de *Clavariadelphus* (fig. 4-70 D) crecen so bre el suelo, en donde producen basidiocarpos con pocas ramificaciones o sin ellas. El himenio es anfigeno y recubre la superficie de las ramas. En *Clavulina* (fig. 4-68 E), *Clavicornia* y otros géneros, los basidiocarpos son con frecuencia plu rirramificados. Los basidios de *Clavulina* (fig. 4-70 C) están septados de forma secundaria y se vuelven así una vez liberadas las basidiósporas. La mayoría de los hongos clavariáceos tienen una textura carnosa blanda y algunas de sus especies son comestibles.

La familia de las teleforáceas comprende especies con himenio unilateral unido a superfi cies lisas. Algunos de los tipos distintos de basi dios que se encuentran en este tipo aparecen en la figura 4-71 A-E. Los basidiocarpos más sen cillos son los de tipo efuso y están formados casi exclusivamente por un himenio (en *Xenasma*, *Galzinia* y otros géneros). Los basidiocarpos más considerables resupinados o efuso-reflexos de *Pe niophora* y *Stereum* (fig. 4-68 A, B) están forma dos por varias capas estériles además del himenio. Los pequeños esporocarpos discoidales de *Solenia* (fig. 4-72 A) recuerdan un apotecio por su forma y, macroscópicamente, no pueden dis tinguirse de los de algunos ascomicetes. La ma yoría de las formas de teleforáceas que viven sobre el suelo, como *Thelephora* y *Sparassis*, po seen grandes basidiocarpos en forma de embudo o plurirramificados. En *Thelephora* (fig. 4-71 B, 72 B), las basidiósporas son pardas y espinulosas; las de *Sparassis* son hialinas y lisas. *Sparassis* (fig.

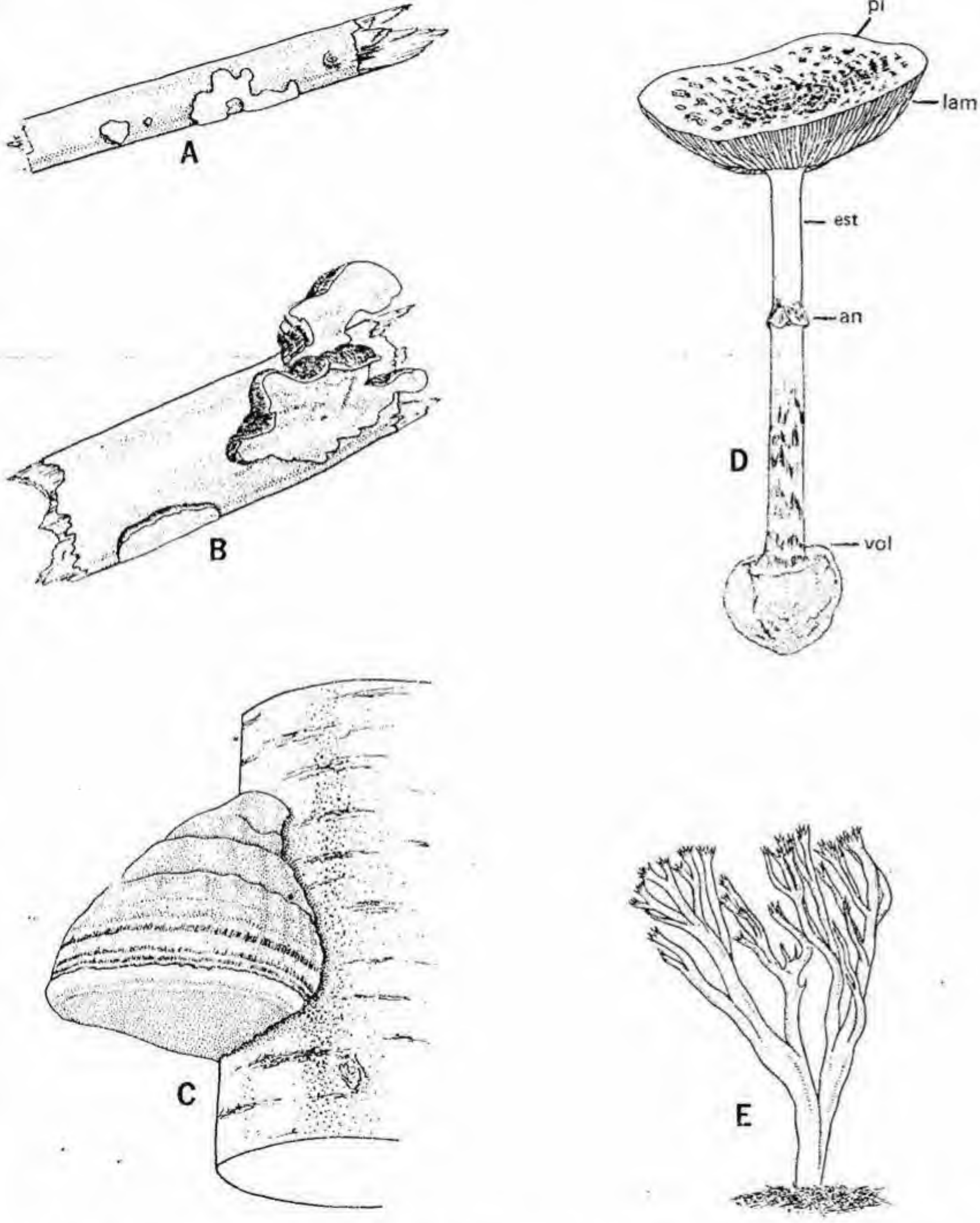


FIGURA 4-68 Diversas formas de basidiocarpos: A, resupinado o efuso (*Peniophora*), X 1,5; B, efuso-reflexo (*Stareum*), X 1; C, pileado, con el píleo sésil y unido lateralmente al sustrato (*Fomes*) X 0,5; D, basidiocarpo pileado y estizado de *Amanita*, X 0,5 (pi, píleo; lam, laminillas; est, estipe; an, anillo; vol, volva); E, basidiocarpo coraloides (*Clavulina*), X 1.

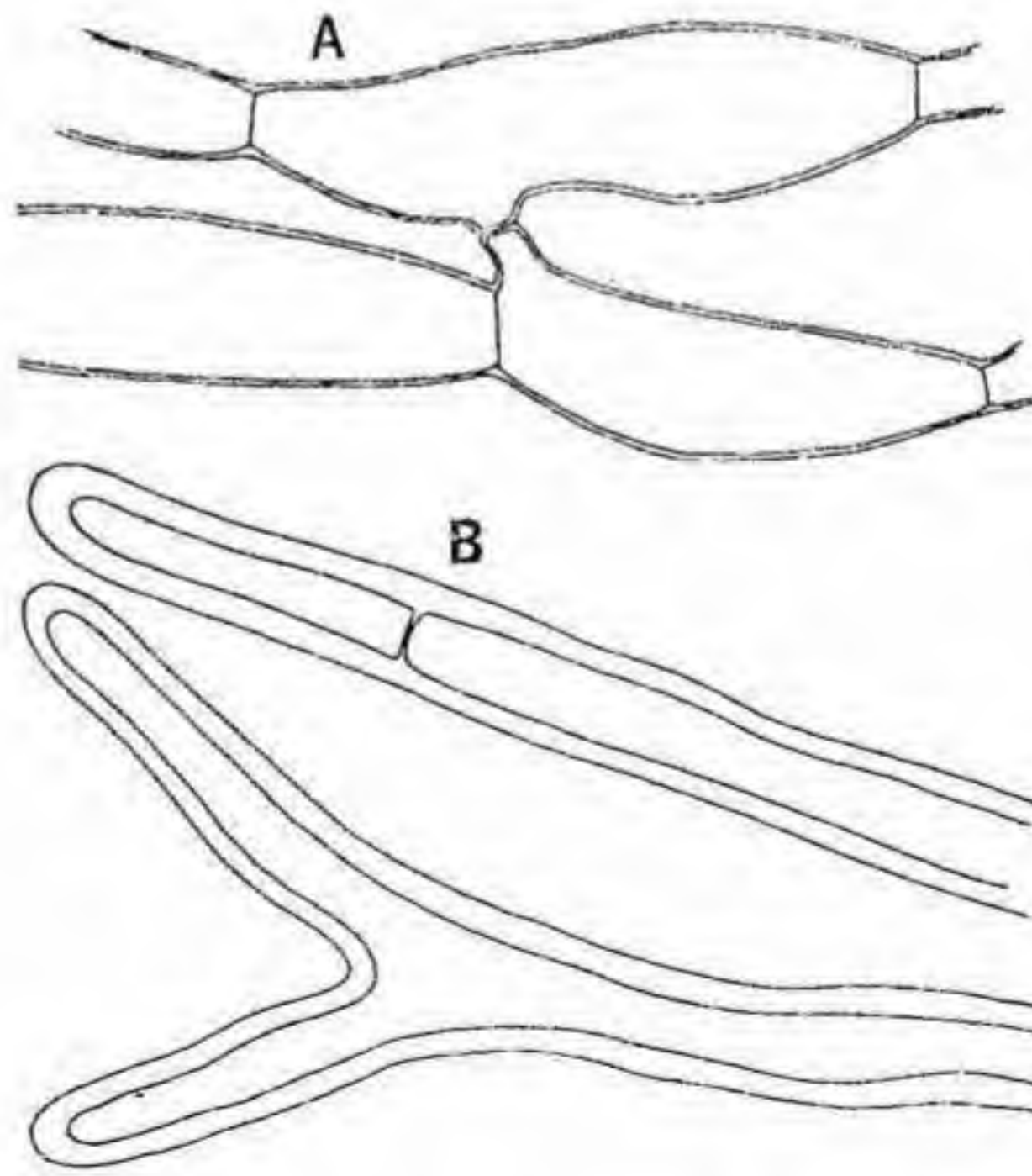


FIGURA 4-69 A, hifas hinchadas y de pared delgada típicas de los basidiocarpos carnosos, X 1400; B, hifas de pared gruesa de los basidiocarpos coriáceos, X 350.

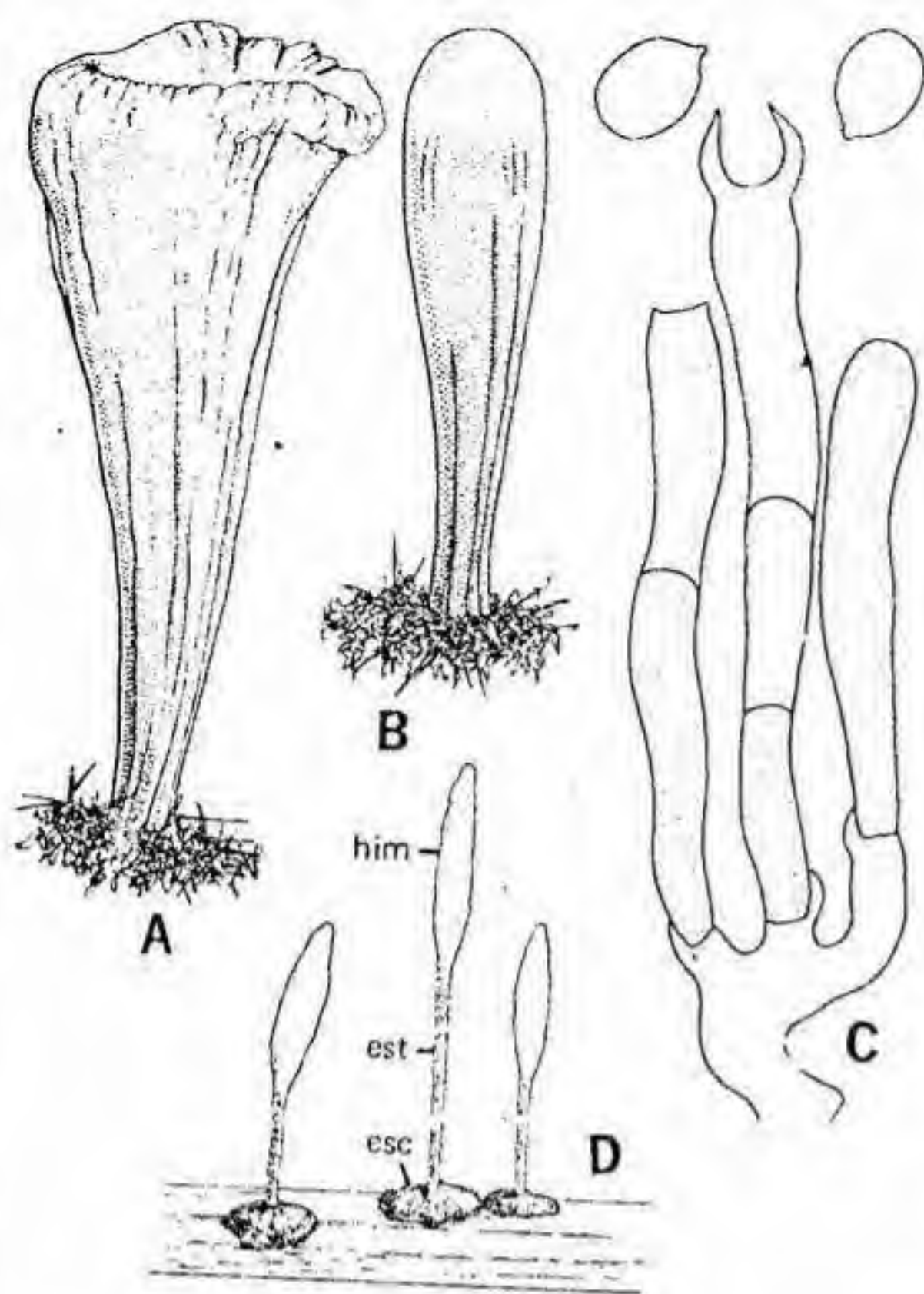


FIGURA 4-70 Clavariáceas. A, B, basidiocarpos jóvenes y maduros de *Clavariadelphus truncatus* (A, B, x 0.5); C, basidios y basidiósporas de *Clavulina*, x 1260 (obsérvense los septos secundarios que se forman por encima de las fíbulas); D, *Typhula*, x 5 (esc, esclerocio; est, estipe; him, himenio).

4-73), incluido al principio dentro de las clavariáceas, produce los mayores basidiocarpos de la familia de las teleforáceas. Estos basidiocarpos están formados por numerosos lóbulos aplanados unidos a un solo eje central.

Los basidiocarpos de algunas de las hidnáceas se parecen a los de las clavariáceas. Por ejemplo, los de *Hericium* (fig. 4-74 A) son estructuras grandes, carnosas y plurirramificadas. Las últimas ramificaciones son espinosas y colgantes y están recubiertas por el himenio. En otros géneros, el himenio recubre también prolongaciones en forma de agujita. Si exceptuamos su himenio aculeado, los hongos hidnáceos resupinados, como *Odontia* y *Radulum*, son parecidos a las especies resupinadas de las teleforáceas. Los esporocarpos de *Steccherinum ochraceum* son efuso-reflexos, parecidos a los de *Stereum* y de algunos políporos. Los de *Hydnum* (fig. 4-74 B) y de *Auriscalpium* son pileados y estipitados (fig. 4-75).

La familia de las poliporáceas comprende

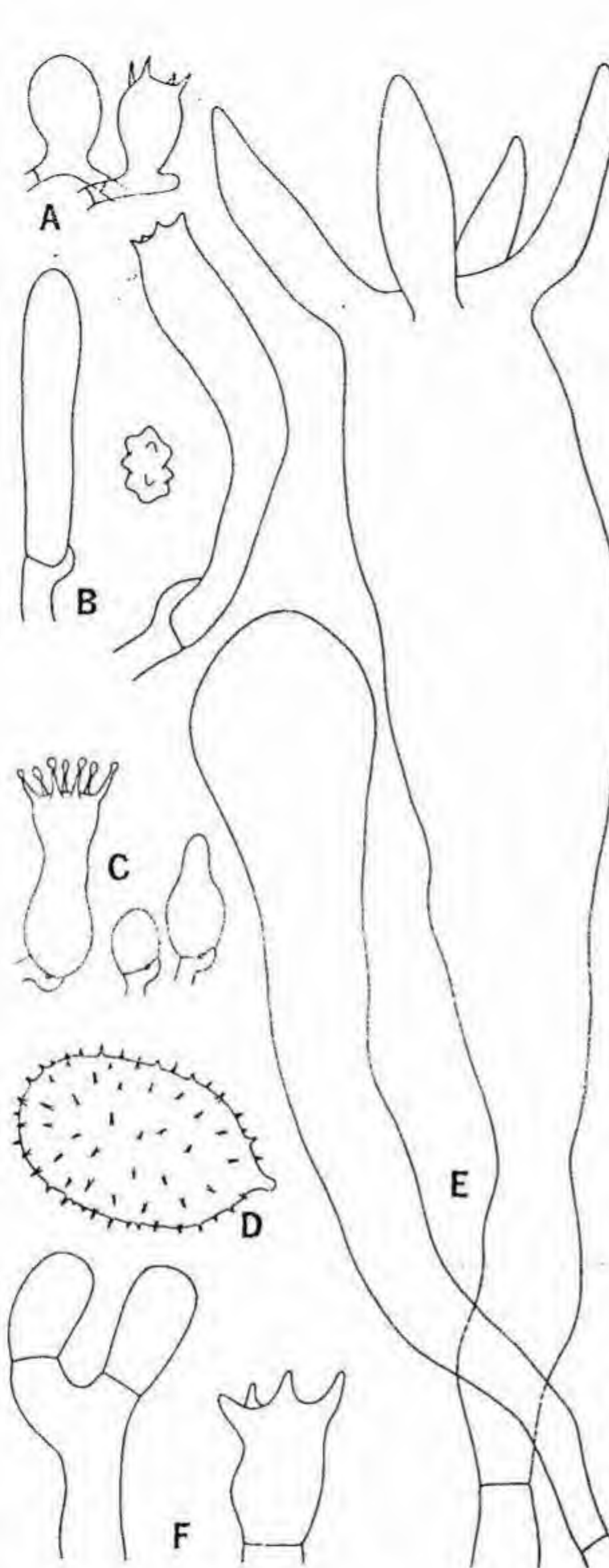


FIGURA 4-71 Basidios y basidiósporas de hongos teleforáceos: A, *Xenasma*; B, *Thelephora*; C, *Trechispora*; D, E, basidióspora y dos basidios de *Aleurodiscus*; F, basidios de *Pellicularia* (todas las figuras x 1310; obsérvese la variación de tamaño de las basidiósporas figuradas en B y en D).

una parte importante de los hongos que crecen sobre la madera en descomposición. En esta familia, el himenio se encuentra revistiendo cámaras tubulares. Muchas especies de *Poria* (fig. 4-76 A) producen basidiocarpos resupinados. Las superficies poroides son laberintiformes en *Daedalea* y laminadas en especies de *Lenzites* (fig. 4-78 B, C). La textura de *Polyporus* (fig. 4-76 D) es desde carnososa a relativamente dura, y sus esporocarpos son pileados y con frecuencia estipitados. Los basidiocarpos perennes de *Fomes* (fig. 4-68 C, 77) tienen una textura de leñosa a

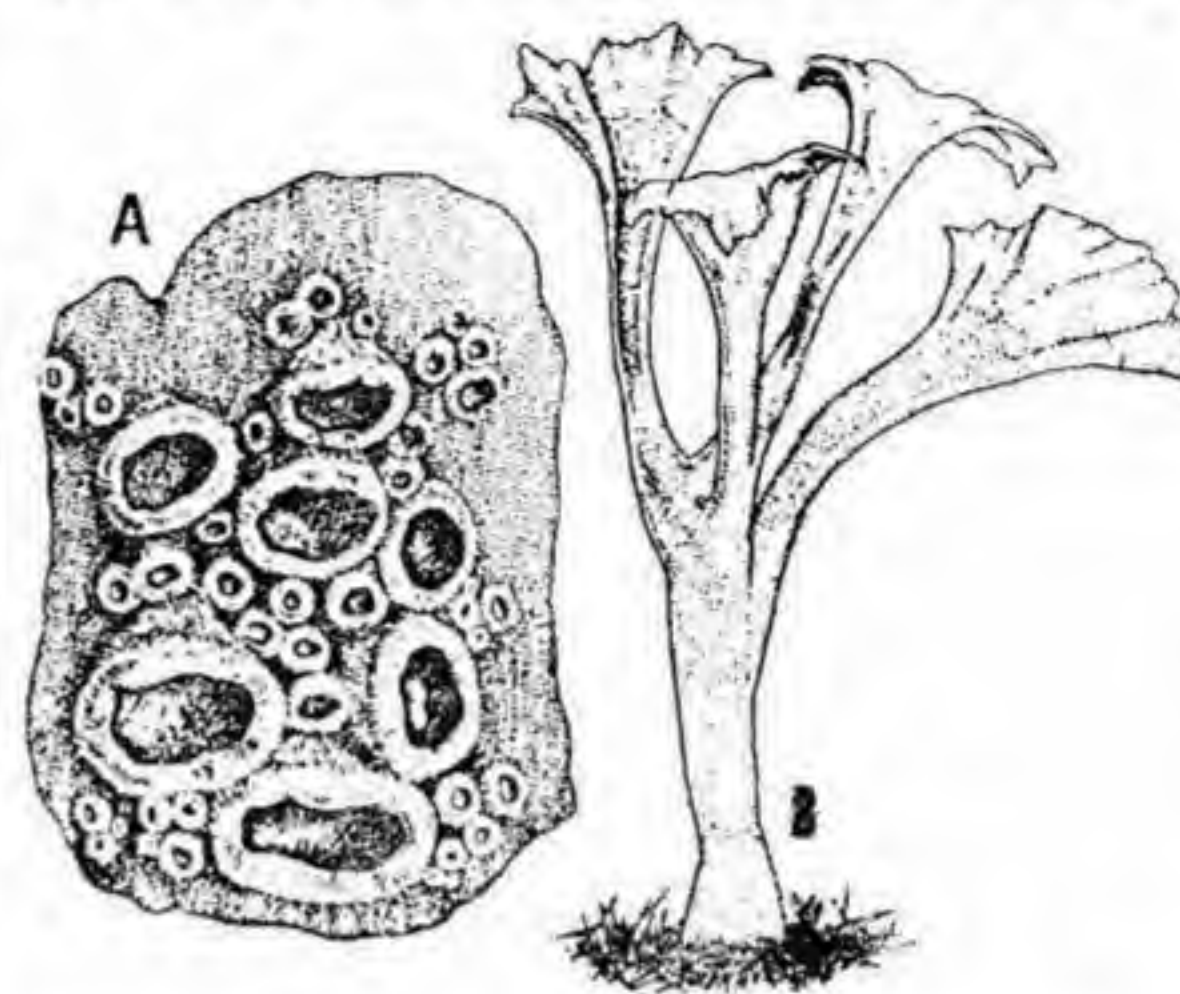


FIGURA 4-72 Aspecto de A, *Solenia*, x 15; B, *Thelephora*, x 1.



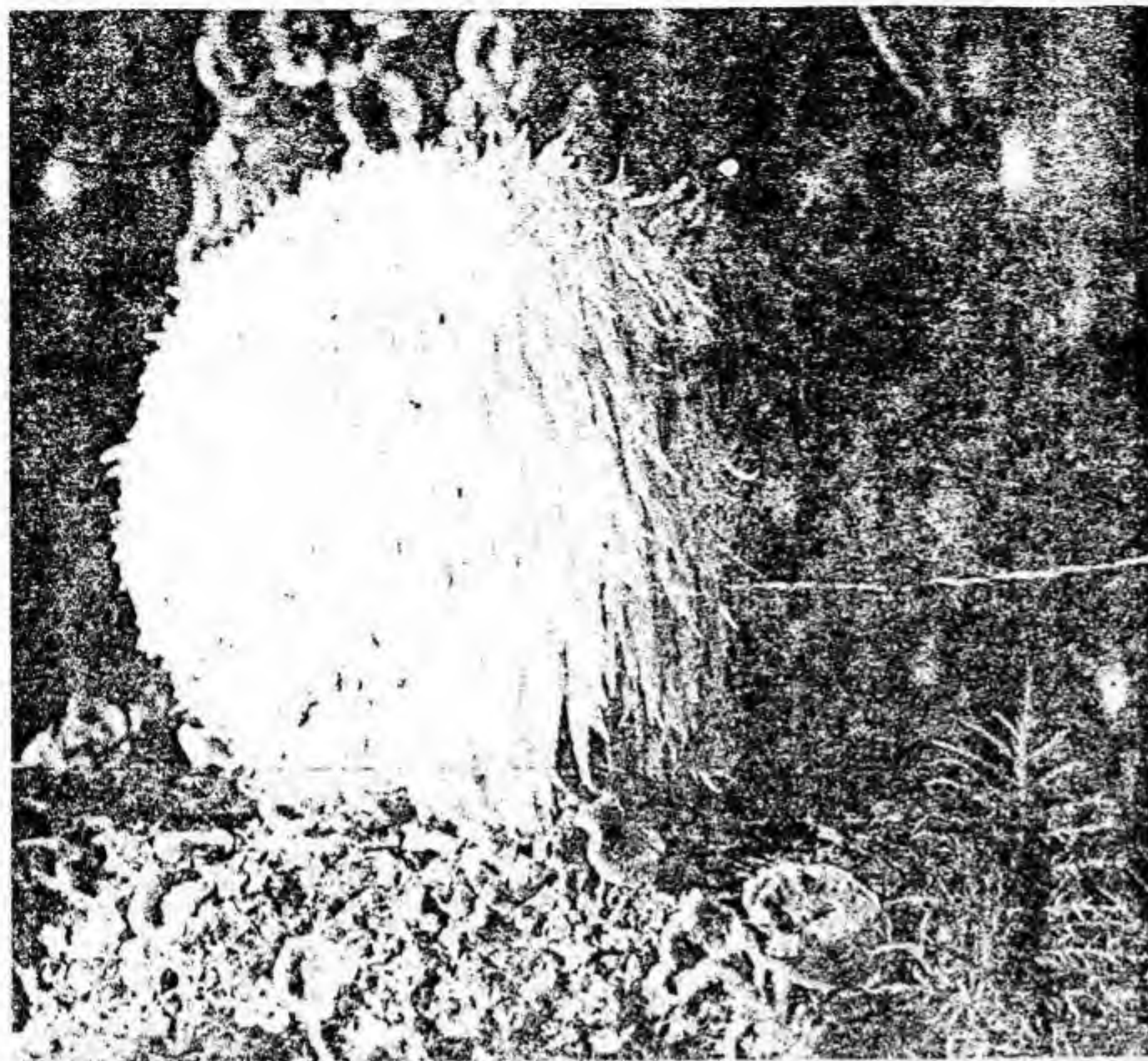
FIGURA 4-73 *Sparassis radicata*, x 0.5. (Fotografía cedida por el Provincial Museum, Victoria, B. C.)

suberosa. El nombre genérico *Fomes* deriva de la palabra latina de la yasca y el contexto de algunas de sus especies se empleó en otro tiempo para la fabricación de dicho material. *Fomes* (*Laricifomes*) *officinalis* posee basidiocarpos con el color y la textura de la tiza; su contexto extremadamente amargo se había usado en medicina.

Cantharellus (fig. 4-78), anteriormente incluido dentro de las agaricáceas, se coloca actualmente dentro de una familia distinta, la de las cantaréláceas, perteneciente a los poliporales. Los basidiocarpos pileados poseen una configuración himenial parecida a la de los hongos con láminas. Sus laminillas son poco profundas, tienen la arista roma y se ramifican con frecuencia.

ORDEN AGARICALES. El orden de los agaricales comprende todos los hongos verdaderos provistos de láminas y un grupo de hongos con poros. En su mayor parte son carnosos o carnosos-duros y putrescentes, es decir, se descomponen rápidamente. A diferencia de los de muchos poliporales, los basidiocarpos de la mayoría de los agaricales no presentan reviviscencia después de haber sufrido la desecación.

En la familia de las boletáceas, el himenio es porado; en el resto de las familias es lamelado. Las laminillas o poros están cubiertos con frecuencia por una capa membranacea, el velo parcial, durante la fase de "botón" de su desarrollo.



A

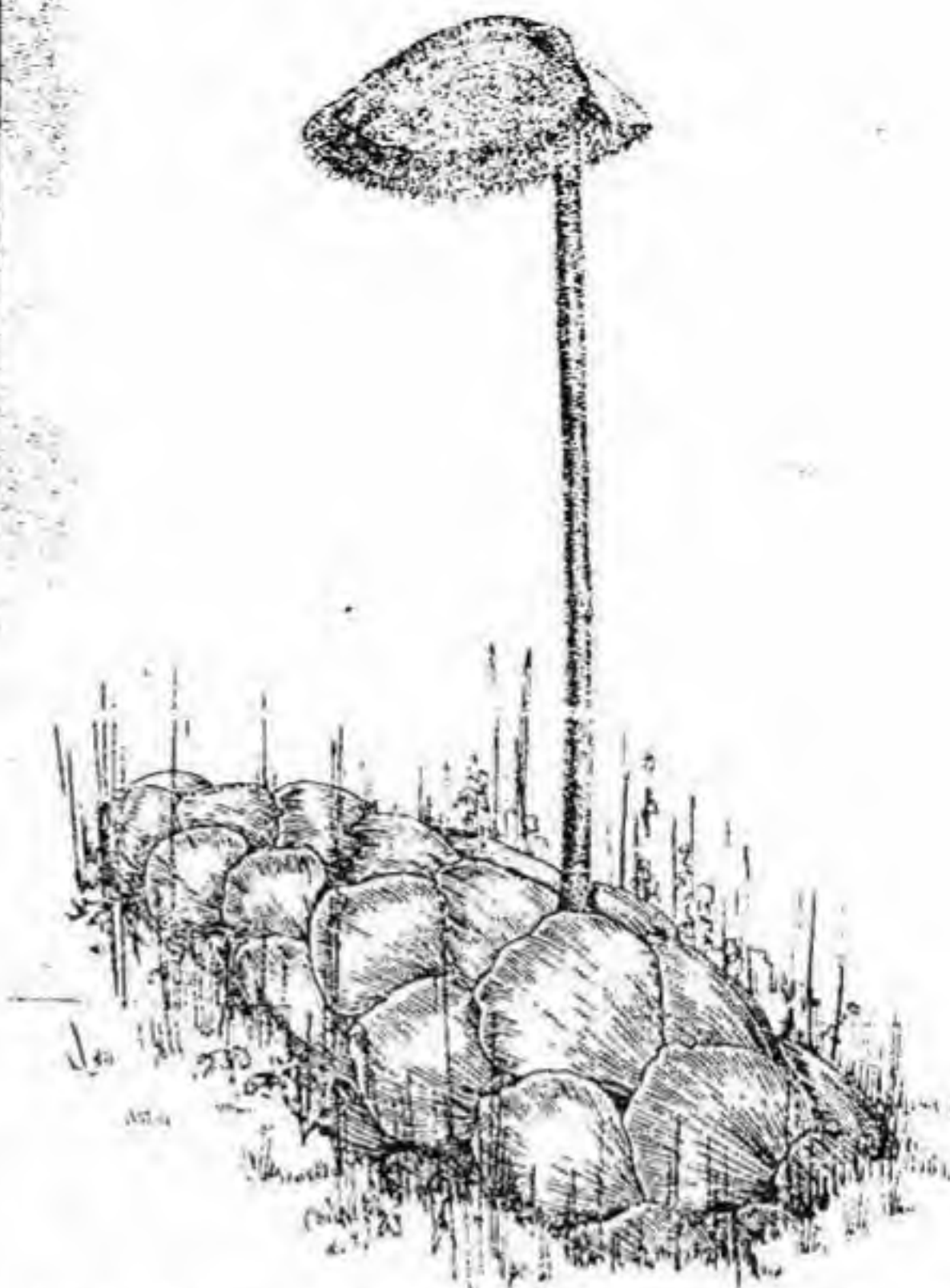


FIGURA 4-75 *Auriscalpium*, X 1 (basidiocarpo crecido sobre un viejo cono de *pseudotsuga* parcialmente enterrado).



B

FIGURA 4-74 A, *Hericium*, X 0,5; B, *Hydnum*, X 0,5. (Fotografías cedidas por el Provincial Museum, Victoria, B. C.)

(fig. 4-79 B). Esta membrana, que se extiende desde el margen del píleo hasta el estipe, se desgarrar al extenderse el sombrerillo y lo que resta de ella queda unido al pie o al margen del sombrero. Si queda unido al pie, se denomina anillo. Los basidiocarpos de algunos géneros lamelados poseen otra membrana, el velo universal, que se extiende hacia arriba desde la base del estipe, envolviendo al hongo. También se desgarrar al crecer el joven esporocarpo, dejando un fragmento en forma de copa, la volva (fig. 4-68 D), sobre la porción inferior del stipe. Además, es frecuente que queden fragmentos del velo universal sobre la superficie del píleo, formando un cierto moteado.

Las características de las basidiósporas, cistidios y otras características microscópicas, juntamente con los caracteres del basidiocarpo, nos ayudan a delimitar los géneros existentes en este orden. Por ejemplo, el color de las basidiósporas puede ser blanco, rosa, qcre, pardo púrpura o negro. Las basidiósporas de algunos géneros poseen reticulaciones o relieves. Los cistidios aparecen con frecuencia en el himenio y pueden encontrarse sobre la arista de las laminillas y sobre la superficie del píleo y del estípite.

El desarrollo de los basidiocarpos del champiñón cultivado, *Agaricus bisporus*, puede verse en la figura 4-79 A-C. Las basidiósporas de este género son pardopurpúreas cuando están maduras. En este hongo, los restos del velo parcial forman un anillo bien visible. Las diversas especies de *Amanita* tienen esporas blancas y poseen anillo y volva (fig. 4-68 D). La *Amanita phalloides* y especies próximas son los hongos carnosos más venenosos. Las *Russula* y *Lactarius* de esporas blancas tienen células esféricas que constituyen la mayor parte de la carne de sus basidiocarpos. Sus basidiósporas poseen reticulaciones en relieve de composición amiloide (es decir, que se tiñen de azul oscuro con el yodo).

Los píleos de algunos géneros, como *Pleurotus* (fig. 4-80) y *Crepidotus*, están unidos lateralmente al sustrato. Dichos píleos pueden tener un estipe corto o no tener estipe. En *Paxillus*, el pie suele estar unido al píleo en posición excéntrica.

Quizás los basidiocarpos más complejos de este grupo son los de algunas especies de *Coprinus* (fig. 4-81 A, B). En este caso, los basidios maduran en grupos que parten del borde inferior de la lámina y van progresando hacia arriba. Después de la descarga de las primeras basidiósporas de la parte inferior de la laminilla, empieza a presentarse una autodigestión. Se libera a continuación otro grupo de basidiósporas situado más arriba y continúa también la autodigestión. De este modo, la totalidad de la lámina acaba completamente digerida y origina una masa con aspecto de tinta.

Gasteromicetes

Los gasteromicetes comprenden cuescos de lobo, falos hediondos y otros grupos, en los cuales los basidios maduran en el interior de basidiocarpos cerrados. Los basidios se encuentran en zonas dispersas en algunas especies y en capas himeniales bien definidas en otras. Las basidiósporas pueden ser sésiles —es decir, llevadas directamente por el basidio— o pueden poseer esterigma. Con frecuencia, el esterigma permanece unido a las basidiósporas después de haberse separado éstas del basidio.

A diferencia del caso de los himenomicetes, la dispersión de las esporas se realiza de un cierto número de formas distintas: por el viento, por el agua y por insectos y otros animales. Los basidiocarpos de algunas especies son hipogeos, es decir, se desarrollan bajo la superficie del suelo. Otros

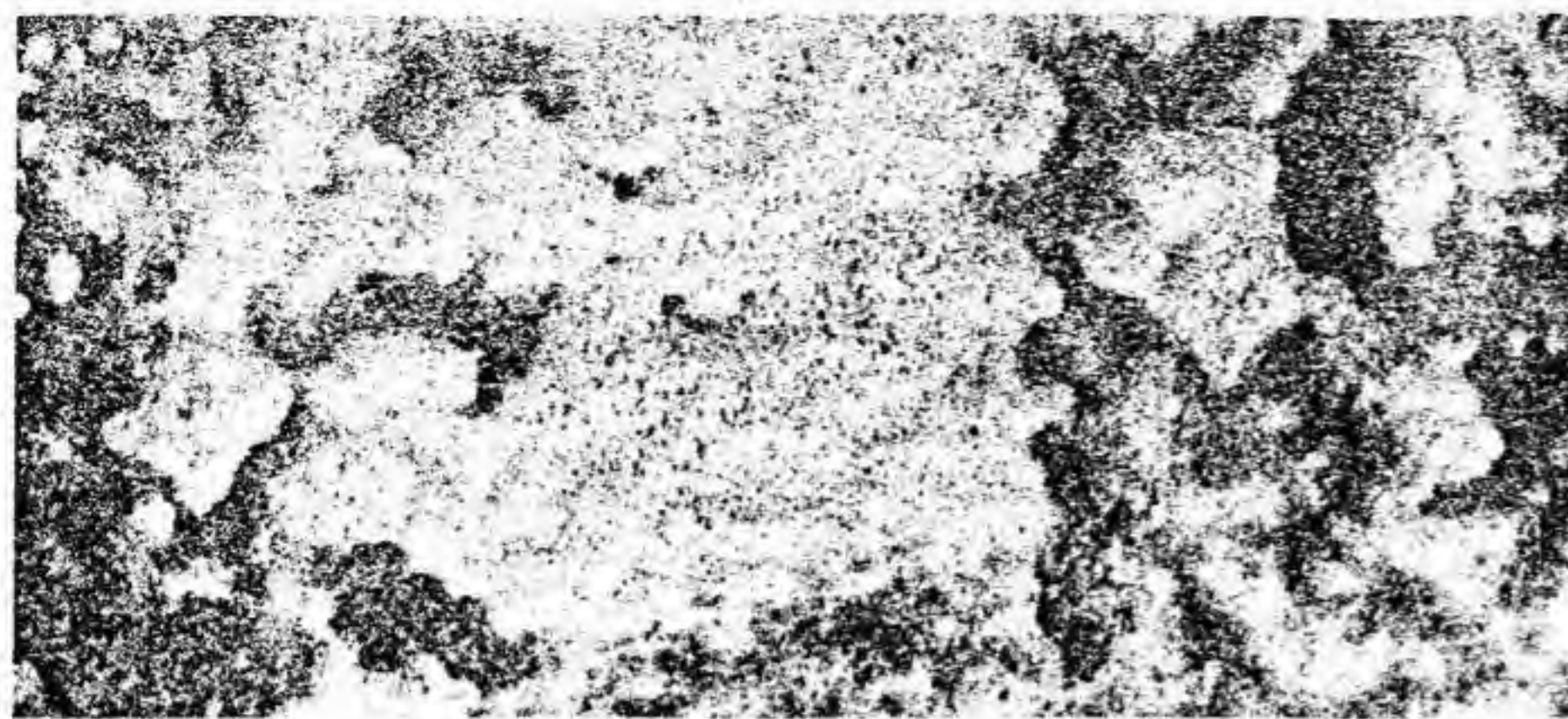


FIGURA 4-76 Poliporáceas: A, basidiocarpos resupinados de *Poria*, X 2; B, superficie himenial laberintiforme de *Daedalea*, X 3; C, superficie himenial lamelada de *Lenzites*, X 1; D, basidiocarpio pileado y estipitado de *Polyporus*, X 0,8.

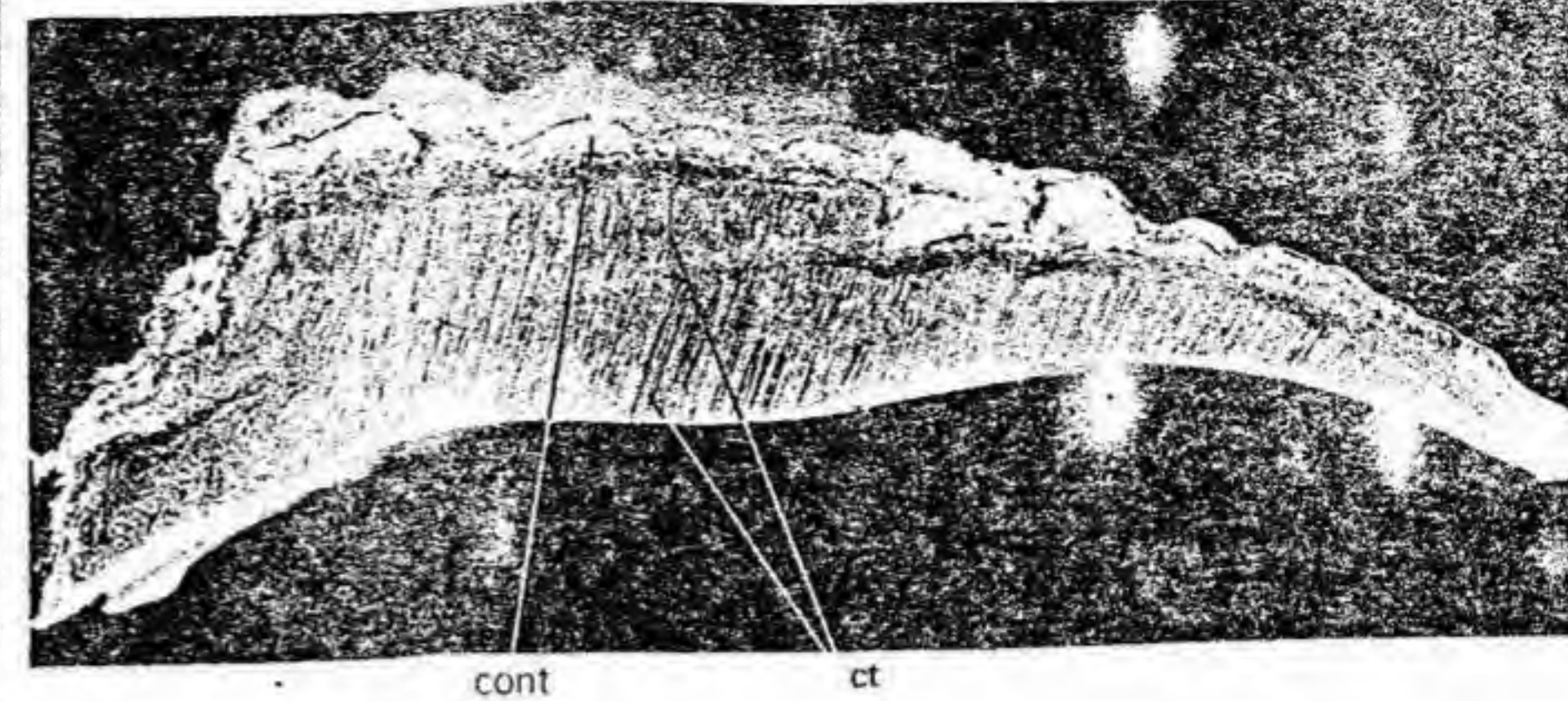


FIGURA 4-77 Corte vertical de un basidiocarpio de *Fomes applanatus*, X 1 (cont, contexto; ct, capas de tubos).



FIGURA 4-78 *Cantharellus subalbidus* (obsérvense las laminillas de poco relieve, ramificadas y anastomosadas), X 0,75. (Fotografía cedida por el Provincial Museum, Victoria, B. C.)

sólo son hipogeos durante la primera fase de su desarrollo o son epigeos desde el principio. Algunas especies se encuentran solamente sobre la madera. Aunque no se sepa que ninguna de ellas sea parásita, es probable que entre los gasteromicetes no sean raras las asociaciones micorrídicas.

ORDEN HIMENOGASTRALES. Muchos componentes de este orden parecen intermedios entre ciertas formas de himenomicetes y otros grupos

de gasteromicetes. Aunque se mantienen cerrados, los basidiocarpos pueden poseer laminillas parecidas a las de las agaricáceas. En algunas de éstas, el píleo maduro aumenta de tamaño, provocando la explosión de las zonas productoras de esporas. Sin embargo, las esporas no sufren abstricción.

ORDEN LICOPERDALES. En este orden, los basidiocarpos están completamente cerrados y, en

su mayor parte, son hipogeos. *Lycoperdon perlatum* (fig. 4-82 A-D), especie ampliamente distribuida, crece con frecuencia sobre los céspedes y en los jardines. Los basidiocarpos son piriformes y están formados por una pared externa, el peridio, y una masa carnososa blanda interna, la gleba. Los basidios se forman en pequeñas cavidades del interior de la gleba. Cuando los basidios maduran, la gleba sufre una autodigestión, después de la cual sólo las basidiosporas y una masa de filamentos capiliciales permanecen en el interior del peridio. El basidiocarpo se seca rápidamente y las capas del peridio se vuelven papiiriformes y flexibles. En el ápice del basidiocarpo se forma un poro u ostíolo y las esporas son expulsadas al exterior por esta abertura. Cualquier fuerza aplicada sobre el flexible peridio, como, por ejemplo, la acción de las gotas de agua o el paso de animales, provoca corrientes de aire que escupen las esporas al exterior.

Los géneros *Bovista* y *Calvatia* (fig. 4-83 A, B) están íntimamente relacionados con *Lycoperdon*. En ellos no se forma ostíolo sino que, una vez maduro, el peridio se resquebraja irregularmente. Los basidiocarpos de *Bovista* y algunas especies de *Calvatia* quedan débilmente unidos al suelo al llegar a su madurez. Fácilmente son arrastrados por los vientos fuertes y van rodando, sembrando las basidiosporas. La maraña de filamentos del capilicio evita una pérdida demasiado rápida de las esporas. *C. gigantea* produce basidiocarpos enormes; se ha estimado que los mayores de ellos pueden contener aproximadamente 160 000 000 000 de esporas.

ORDEN FALALES. Estos hongos suelen calificarse de hediondos a causa de que la digestión de la gleba produce una masa viscosa que huele a carne en descomposición. Este olor atrae insectos, que efectúan la dispersión de las esporas.

En la mayoría de los casos, las primeras fases del desarrollo de los basidiocarpos tienen lugar bajo la superficie del suelo. En el género *Phallus* (fig. 4-84 A), los primordios del esporocarpo tienen aspecto de huevo y poseen un peridio duro y flexible. Inmediatamente debajo de éste se encuentra una gruesa capa de sustancia gelatinosa que funciona como reserva de agua. La gleba está sostenida por un píleo o receptáculo en forma de dedal y estipitado. Al llegar a la madurez, el estípite se alarga y rompe las capas de peridio. Entonces, queda expuesta al aire la masa que corresponde a la gleba, revistiendo la superficie superior del píleo. Las diversas especies de *Muti-*

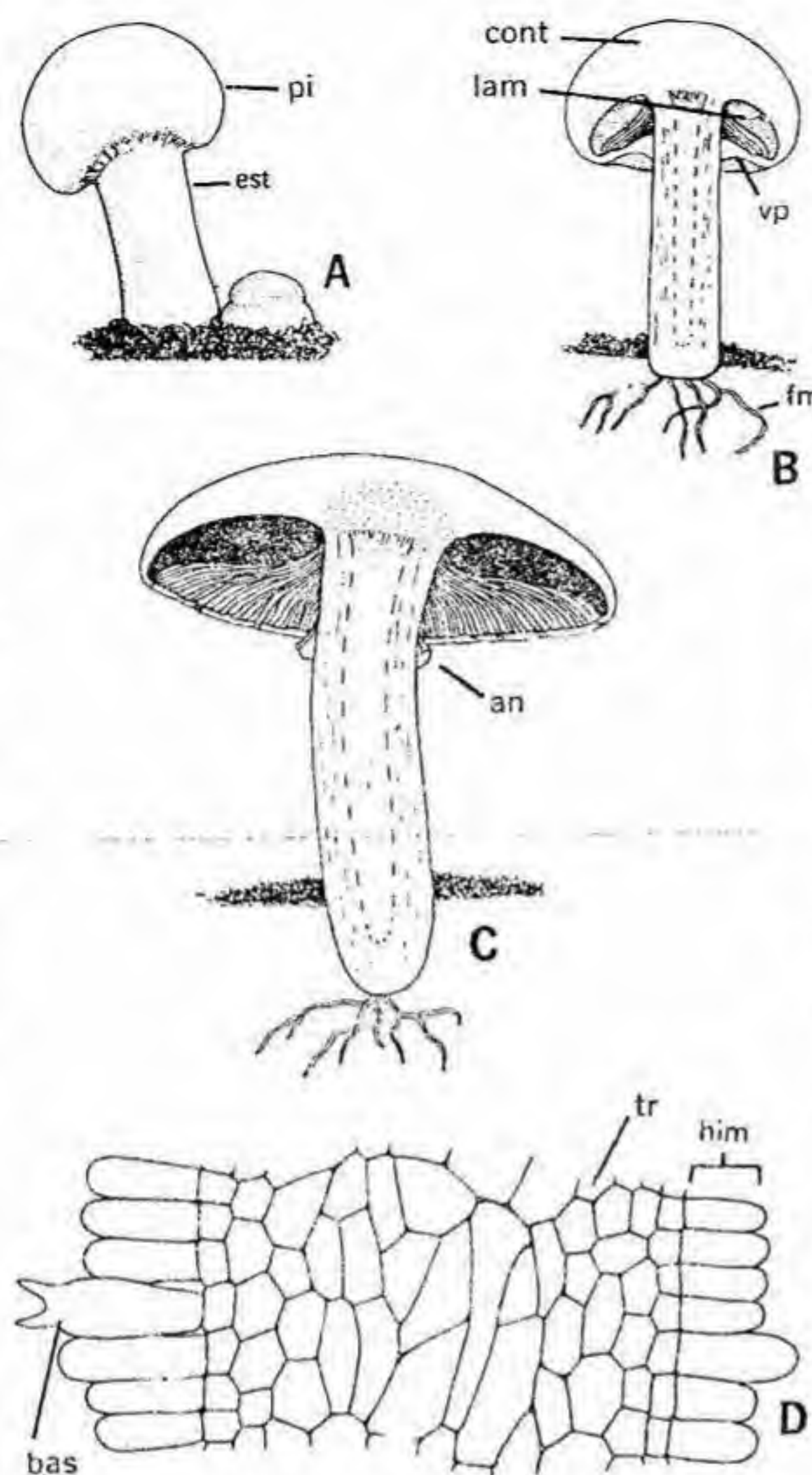


FIGURA 4-79 *Agaricus bisporus*: A-C, desarrollo del basidiocarpo: A, aspecto de dos basidiocarpos jóvenes, x 0,5 (pi, píleo; est, estípite); B, corte vertical de un basidiocarpo inmaduro, x 0,5 (cont, contexto; lam, laminillas; vp, velo parcial; fm, filamentos miceliares); C, corte vertical de un basidiocarpo maduro, x 0,5 (an, anillo). D, corte de una pequeña parte de una laminilla x 1000 (tr, trama; him, himenio; bas, basidio).

nus (fig. 4-84 B) tienen una forma parecida, pero en ellas el píleo es prácticamente continuo con el estípite. Un tercer género, propio de zonas templadas, es *Dictyophora*. Los hongos de este género poseen una estructura en forma de falda de encaje unida al pie inmediatamente debajo del receptáculo. Los colores vivos, especialmente el rojo, no son raros entre los falales y posiblemente



FIGURA 4-80 *Pleurotus ostreatus*. Aspecto de los píleos, unidos lateralmente al sustrato, x 0,5.

coadyuvan en la atracción de insectos. Cuando están maduros, algunos de los falales tienen una forma muy parecida a la de una flor.

ORDEN NIDULARIALES. En este orden, los basidiocarpos crecen sobre madera o sobre suelo. Los basidios constituyen capas himeniales que rellenan cavidades de la gleba. Cada región fértil se rodea de una pared resistente; al llegar a la madurez, aparecen cuerpos lenticulares y duros, los peridiólos, dentro de los cuales se producen las basidiosporas. En *Nidularia*, el peridio es de espesor uniforme y se desgarran irregularmente. En otros géneros, como *Nidula* y *Crucibulum* (fig. 4-85 A-C), la porción inferior del peridio es rígida y relativamente gruesa. Los basidiocarpos son desde infundibuliformes a más o menos cupuliformes y contienen desde unos pocos a muchos peridiólos. La dispersión de estos últimos se realiza por efecto de los impactos de las gotas de lluvia, y los peridiólos pueden ser llevados, por este efecto, a distancias de más de un metro.

RELACIONES ENTRE LOS BASIDIOMICETES

Es improbable que el complicado mecanismo de descarga de las basidiosporas que se encuentra en la mayoría de los basidiomicetes sea de origen polifilético. Así, los que presentan este mecanismo —incluyendo heterobasidiomicétidas y homobasidiomicétidas— se considera que proceden de las mismas formas ancestrales. Las especies que carecen de mecanismo de abstricción de las esporas —por ejemplo, los gasteromicetes— han derivado, sin duda, de alguna de las que lo poseen. Aparentemente, la pérdida del mecanismo de la abstricción está relacionada con la aparición de basidiocarpos cerrados.

Los heterobasidiomicetes se consideran actualmente como el grupo de hongos más primitivo de esta clase por las razones siguientes: 1) el reducido grado de desarrollo del basidiocarpo, y 2) la variabilidad en la estructura microscópica, tanto dentro de una misma especie como dentro

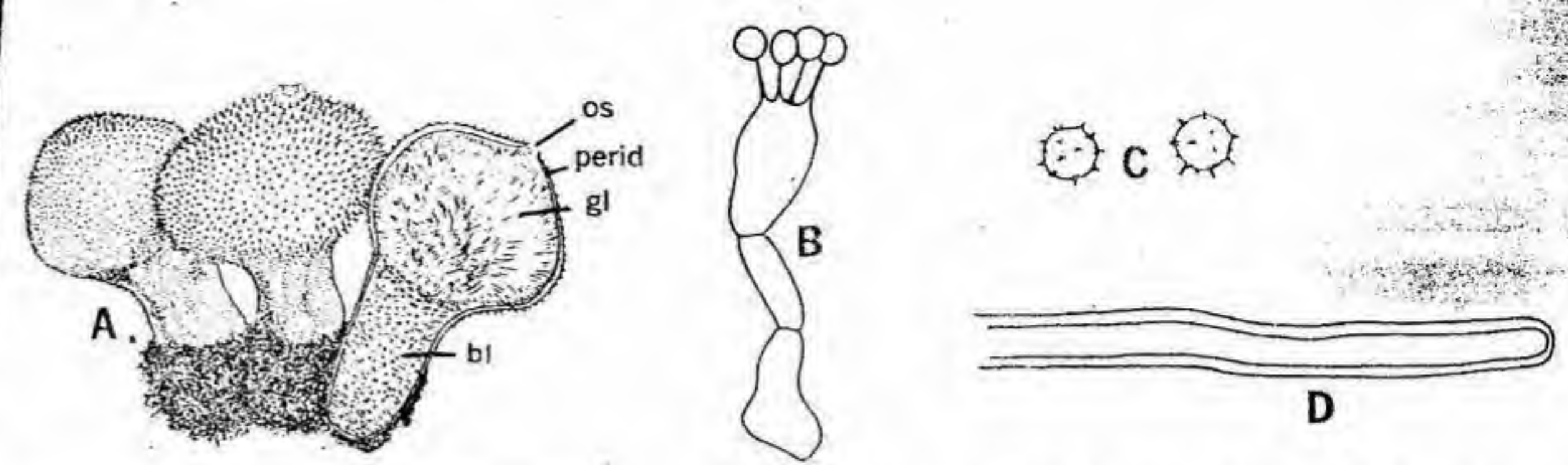


FIGURA 4-82 *Lycoperdon perlatum*: A, aspecto de los basidiocarpos, uno de los cuales (derecha) ha sido cortado verticalmente (os, ostíolo; perid, peridio; gl, gleba; bl, base estéril), x 1; B, C, basidio maduro y basidiósporas (B, x 1025, C, x 2200); D, parte de un filamento del capilicio, x 2200.

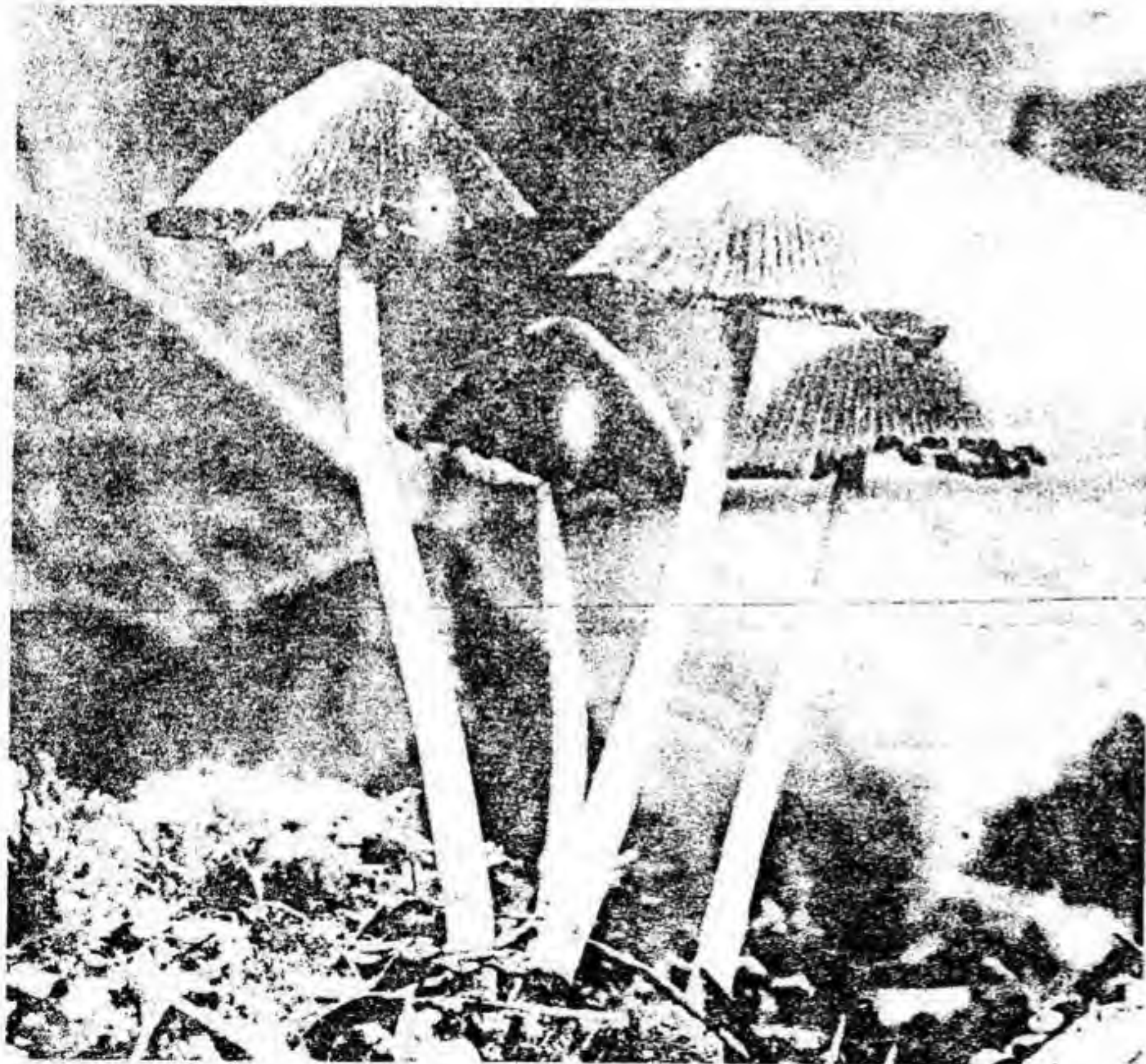


FIGURA 4-81 *Coprinus*: A, basidiocarpos maduros antes de que tenga lugar la autodigestión, x 1; B, fase posterior mostrando los sombrerillos extendidos, después de iniciarse la autodigestión, x 1.

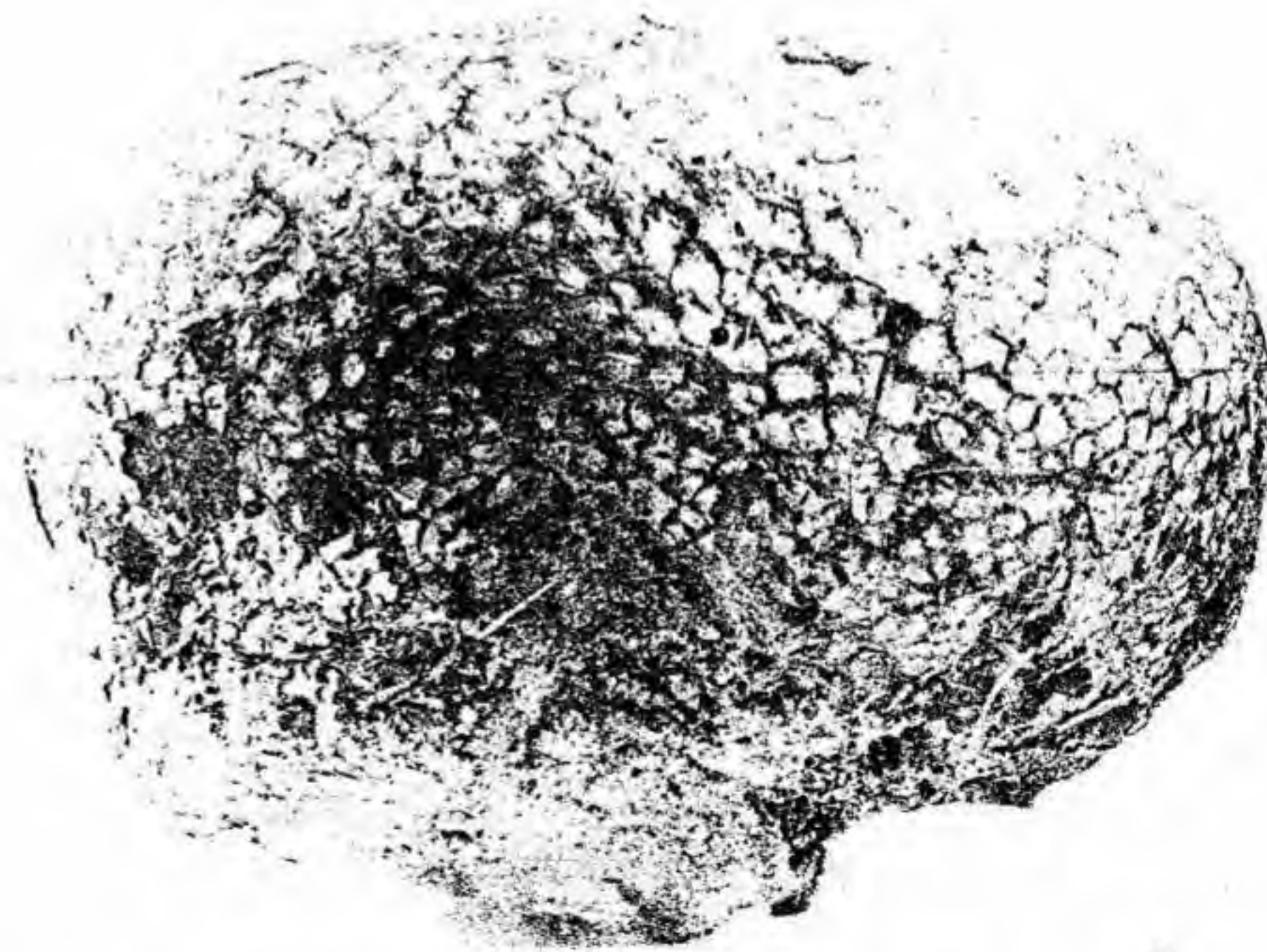


FIGURA 4-83 Basidiocarpos maduros. A, *Bovista pila*, x 0,75; B, *Calvatia gigantea*, x 0,25.

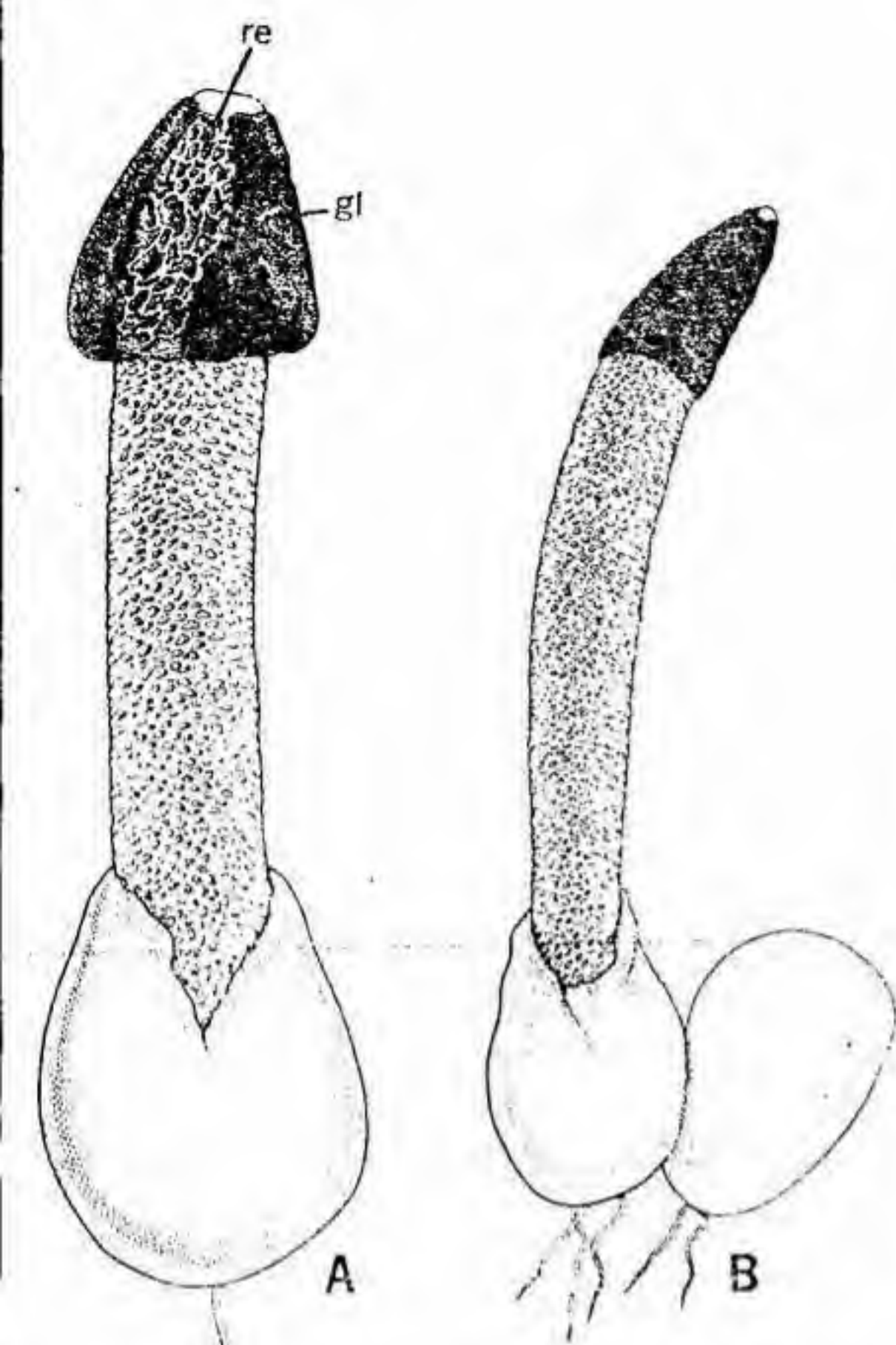


FIGURA 4-84 A, aspecto general de *Phallus impudicus*; parte de la glaba (gl) ha sido eliminada para poner de manifiesto la superficie alveolada del receptáculo (re), x 1; B, *Mutinus caninus*, x 1.

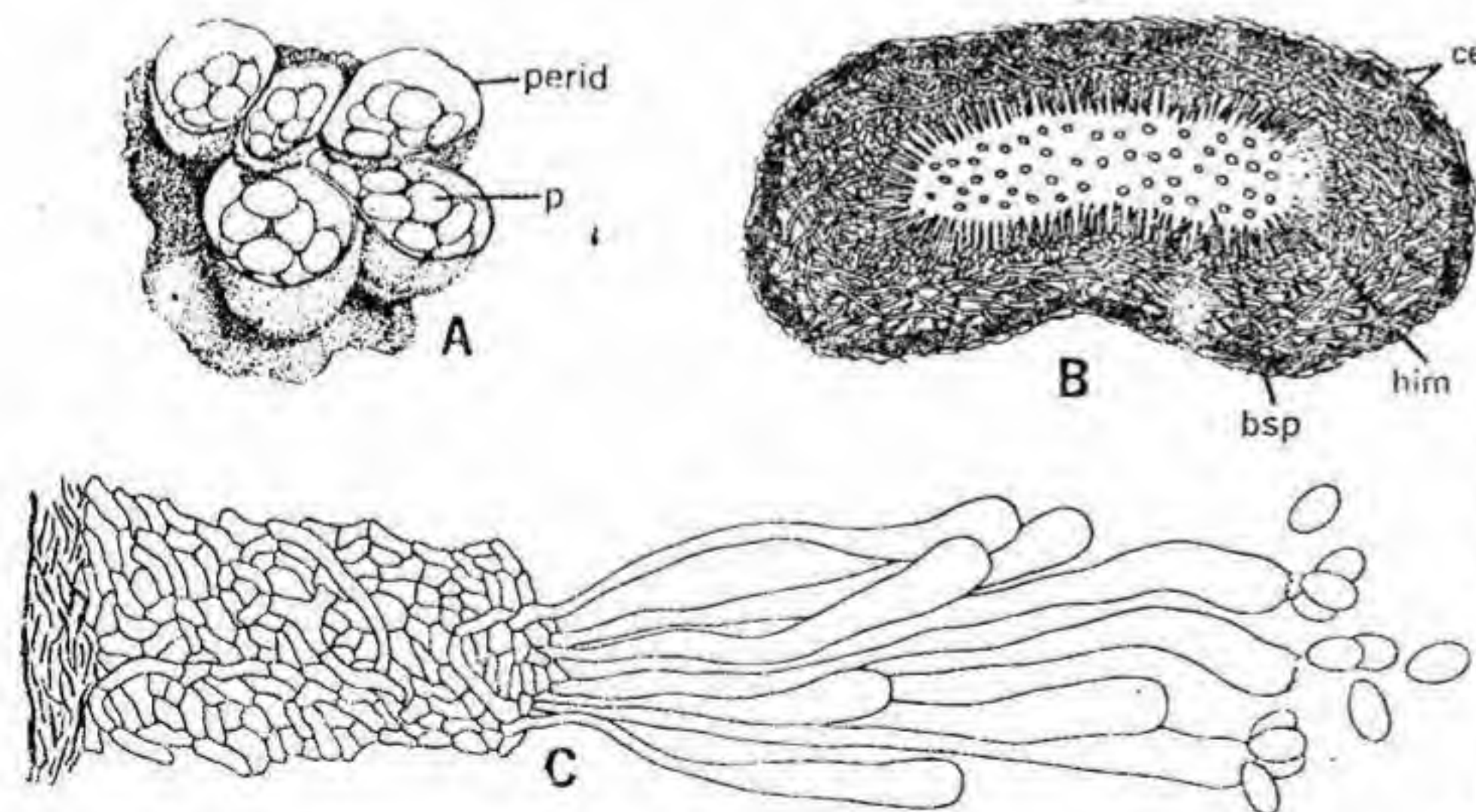


FIGURA 4-85 *Crucibulum lacry*: A, basidiocarpos, x 3 (perid, peridio; p, peridioles); B, sección semiesquemática del peridio (ce, capas estériles; him, himenio; bsp, basidiósporas), x 65; C, parte del himenio, aumentada, mostrando las basidiósporas y los basidios, x 1290.

del grupo considerado en conjunto. Si admitimos que esto es correcto, es entonces bastante fácil encontrar varias transiciones posibles que conducen a las formas de los homobasidiomicetes. Es probable que el "holobasidio" —es decir, el de las homobasidiomicétidas— no tenga un origen monofilético como se había creído. Se encuentran formas de transición que conducen a los tipos con holobasidio tanto desde los tipos septados en cruz como de los septados transversalmente.

Si se admite que las heterobasidiomicétidas son las formas primitivas, continúa en pie el problema de su origen; en este caso, nos encontramos con una gran diversidad de opiniones. Dos de los caminos propuestos son: 1) a partir de antecesores pertenecientes a las florídeas (algas rojas), a través de formas pertenecientes a los ascomicetes o directamente hasta los hongos del tipo de las royas, y 2) directamente a partir de los ascomicetes. La idea de la relación con las algas rojas se basa en el parecido entre los ciclos vitales de estas formas y los de las royas o de los ascomicetes. Sin embargo, parece ser que las pruebas de que se dispone favorecen la teoría de los antecesores de los basidiomicetes pertenecientes a los ascomicetes. La presencia de una fase dicariótica, la verosimilitud de la homología entre ascas y basidios y entre uncínulos y fíbulas, apoyan todos ellos esta idea. Se han propuesto tanto los hemiascomicetes como los euascomicetes como posibles antecesores. Parece ser que los

hemiascomicetes o sus formas antecesoras ofrecen posibilidades más favorables; sus ascas no están altamente especializadas y, en algunos casos, su desarrollo es parecido al de algunos heterobasidiomicetes.

CLASE MORFOLOGICA DE LOS HONGOS IMPERFECTOS (Deuteromicetes)

De muchas especies de hongos, se conocen solamente estructuras reproductoras asexuales. En algunos casos, las relaciones entre ellos son obvias, pero no sucede así con la gran mayoría. Así, en parte, el grupo de los hongos imperfectos (conocidos también como deuteromicetes) es un grupo donde se colocan todas las especies incompletamente conocidas y de relaciones inciertas. Se pensó al principio que, a medida que estos hongos fueran mejor estudiados, serían situados en sus clases naturales. Sin embargo, parece actualmente probable que algunas especies hayan perdido su capacidad de reproducirse sexualmente. Por ello, parece improbable actualmente que en un futuro próximo pueda ser eliminada la clase morfológica de los hongos imperfectos.

Muchos hongos tienen nombres basados en su fase sexual y en su fase asexual conjuntamente. Por ejemplo, el nombre *Tubercularia vulgaris* se aplica con frecuencia a la fase conídica de *Nectria cinnabarina* (euascomicétidas). Este empleo de dos binomios para el mismo organismo suele ser debido al conocimiento incompleto del ciclo vital del hongo. El primer nombre dado a la fase sexual es el que se acepta como válido. La mayoría de estos casos de nombres duplicados proviene del descubrimiento y denominación de la fase asexual, seguida por el hallazgo de la fase perfecta en fecha posterior.

El grupo de los hongos imperfectos se divide, de forma bastante arbitraria, en órdenes, familias y géneros. Por esta causa, estos taxones se denominan órdenes morfológicos, familias morfológicas y géneros morfológicos. Se conocen muchos casos en los cuales dos o más hongos de relaciones lejanas entre sí producen fases asexuales parecidas. Pero las fases asexuales de dos especies íntimamente relacionadas, según puede deducirse del conocimiento de su fase sexual, pueden ser totalmente distintas. Así, los taxones morfológicos de los hongos imperfectos no deben considerarse más que como reuniones artificiales, no como grupos naturales.

Pueden reconocerse cuatro órdenes morfológicos, basados sobre los tipos de estructuras esporíferas. Son éstos los esferopsidales, melanconiales, moniliales y micelios estériles. Este último grupo comprende hongos que no producen esporas.

Los géneros morfológicos de cada uno de los grupos se separan actualmente de acuerdo con el esquema debido a Saccardo (basado sobre la forma, color y septación de las esporas). Aunque declaradamente arbitrario, este esquema ha permitido la clasificación y la identificación de las especies. Se han propuesto para este grupo otros sistemas de clasificación, el más notable de los cuales es el de Hughes, que se basa en el tipo de formación de los conidios más que en los conidios en sí mismos. Con frecuencia, los hongos no relacionados entre sí que ocupan el mismo nicho ecológico producen sus esporas de forma parecida. Estos hongos pueden distinguirse fácilmente unos de otros si se estudia el tipo de formación de sus conidios. Así, basando el sistema de clasificación sobre el modo de formación de los conidios mejor que sobre las características de los mismos conidios, esto nos conducirá, en último término, a una distribución del grupo más natural.

ORDEN MORFOLOGICO DE LOS ESFEROPSIDALES. En los esferopsidales, los conidios aparecen en estructuras del tipo de los picnidios. Muchos de estos hongos son parásitos importantes de plantas de cultivo; comprenden diversas especies de *Phoma*, *Septoria*, *Phenopsis* (fig. 4-86 A-D) y otras. Las especies de *Phoma* producen esporas unicelulares e hialinas, elipsoidales u ovales. Las esporas de *Septoria* son hialinas y su longitud sobrepasa ampliamente su anchura. En los picnidios de *Phenopsis* se encuentran dos tipos de picnidios.

ORDEN MORFOLOGICO DE LOS MELANCONIALES. Los conidios de los melanconiales aparecen en acérvulos que tienen forma de plato y suelen producirse bajo la epidermis de las plantas. Muchas de las especies de este grupo son parásitas y producen un tipo de enfermedad denominada antracnosis. Entre los géneros más importantes se encuentran *Colletotrichum* y *Pestalotia* (fig. 4-87 A, B). Alrededor de los acérvulos de las especies de *Colletotrichum* se forman pelos rígidos con aspecto de sedas (setas). Sus esporas, hialinas y elipsoidales, están incluidas en una sustancia viscosa. Las esporas de *Pestalotia* están

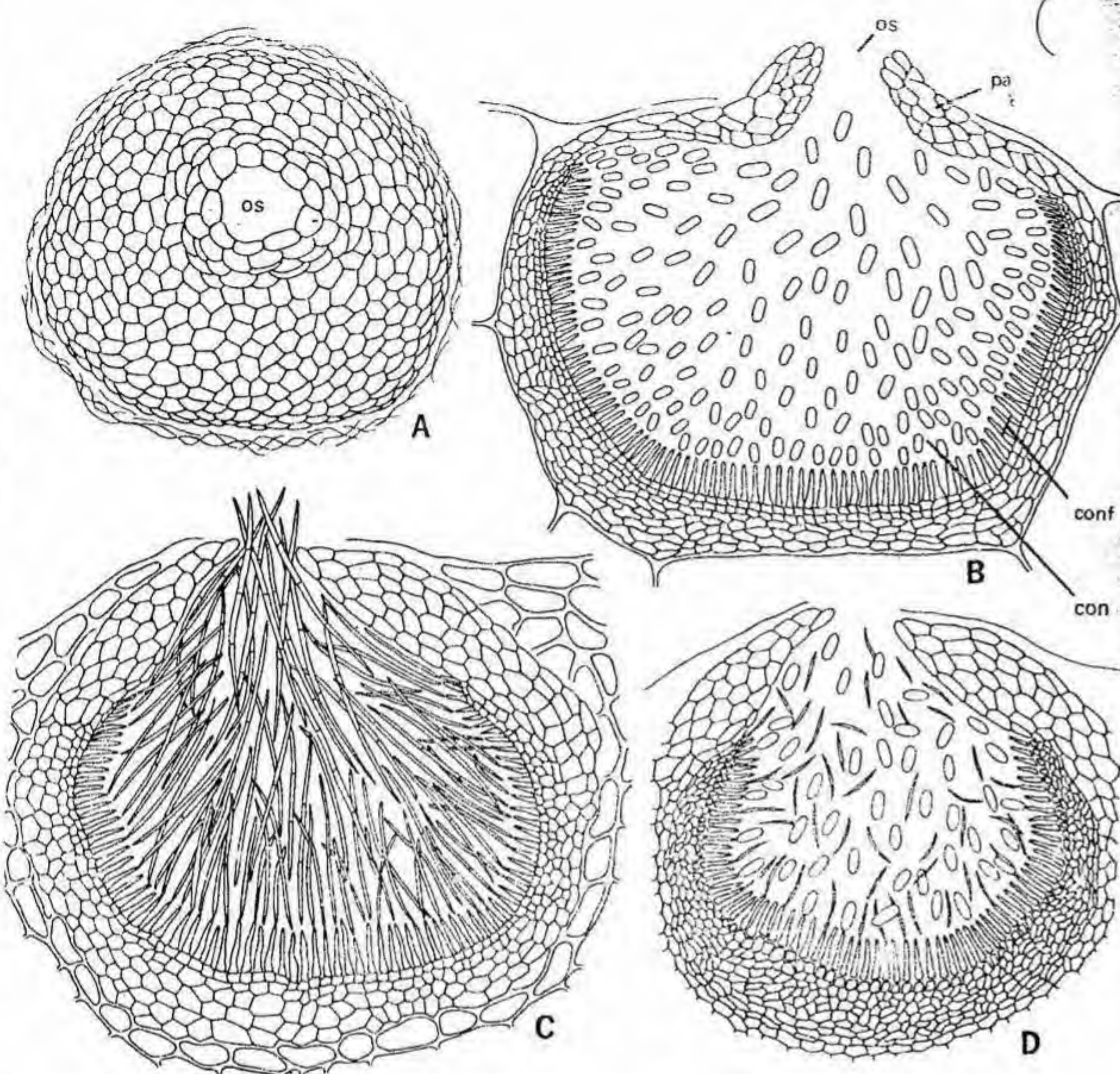


FIGURA 4-86 A, B, *Phoma*: A, aspecto de un picnidio, x 1050; B, corte de un picnidio, x 1230 (os, ostiolo; pa, pared del picnidio; conf, conidióforos; con, conidios). C, D, corte de dos picnidios (C, *Septoria*, x 1250; D, *Phomopsis*, con dos tipos de conidios, x 1285).

coloreadas de oscuro, son septadas y poseen apéndices hialinos.

ORDEN MORFOLOGICO DE LOS MONILIALES. Los hongos que figuran en este orden morfológico no producen ni acérvulos ni picnidios. En algunos géneros, sólo se forman células que se dividen por gemación. Las levaduras asporógenas se incluyen generalmente en una familia morfológica dentro de este grupo, la de las pseudosacomicetáceas. Los "hongos-espejo" o esporobolomietáceas, producen tanto yemas como balistósporas. Las balistósporas se forman y sufren la abs-

tricción igual que las basidiósporas, pero no se forman sobre basidios. A causa de la eyección de las basidiósporas, sobre la tapadera de los cultivos invertidos de estos hongos se produce una imagen de la colonia como en un espejo. *Sporobolomyces roseus*, una de las especies más comunes, aparece en la figura 4-88 A, B.

Algunas de las moniliales hifales se reproducen por fragmentación de las hifas. Algunas especies de *Geotrichum* (fig. 4-88 C, D) son contaminantes frecuentes de laboratorio, que forman "astrósporas" de este modo. La mayoría de las moniliales llevan sus esporas sobre conidióforos bien

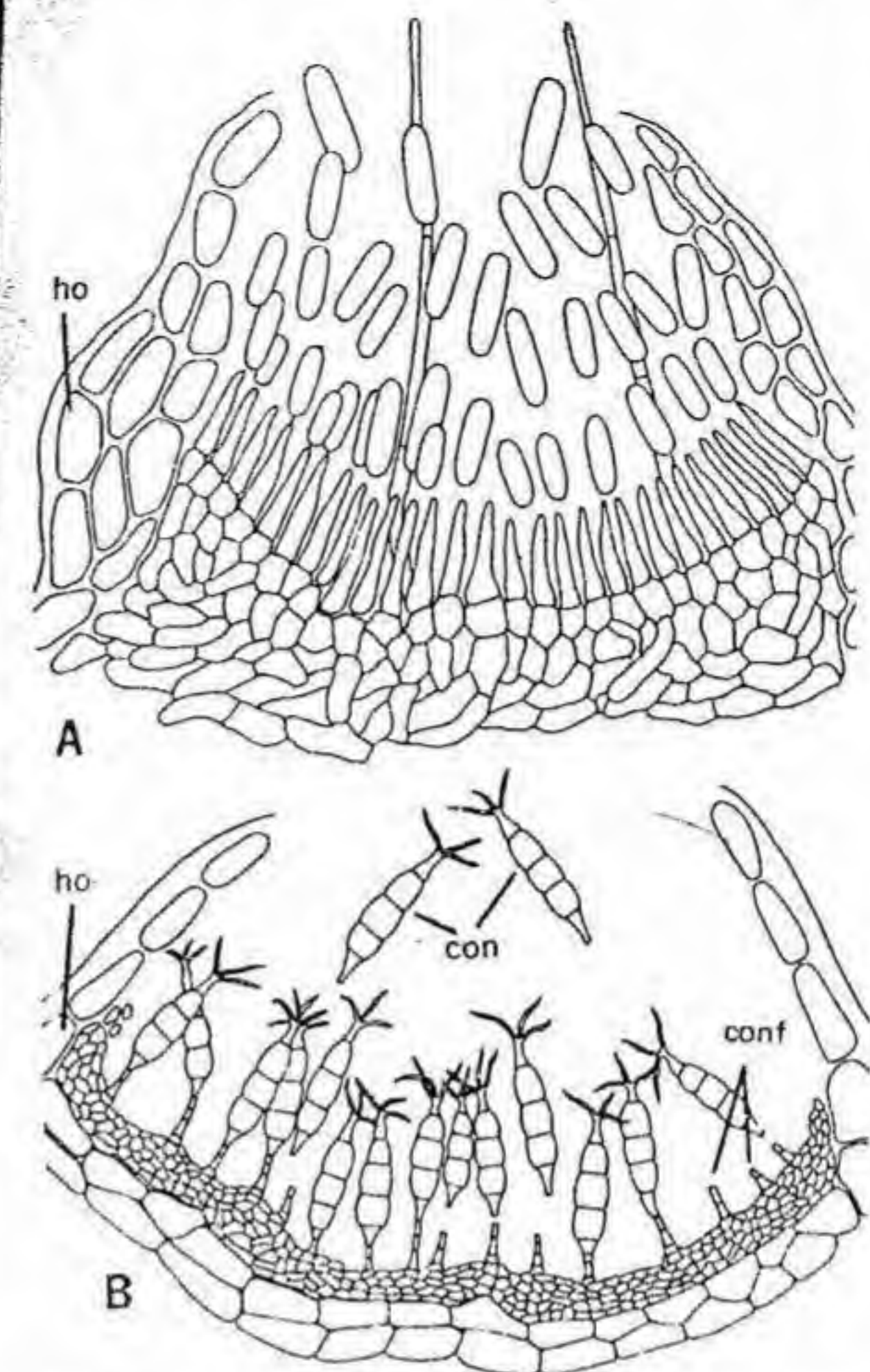


FIGURA 4-87 Acérvulos: A, *Colletotrichum*, x 1200; B, *Pestalotia*, x 550. ho, tejido del hospedante; conf, conidióforos; con, conidios.

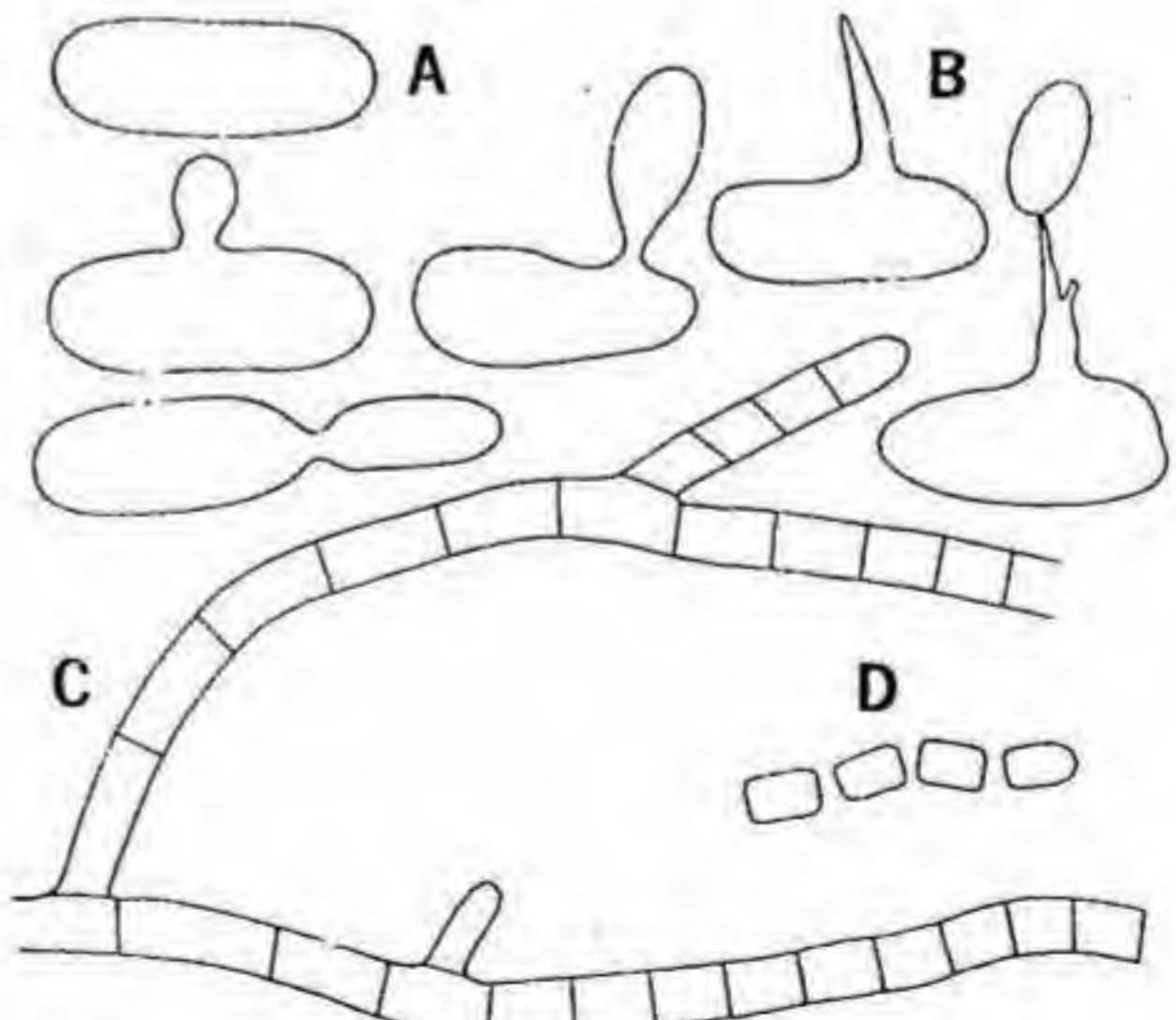


FIGURA 4-88 A, B, *Sporobolomyces roseus*: A, células, tres de las cuales se encuentran en gemación, x 2900; B, reproducción mediante formación de balistósporas, x 2900; C, D, *Geotrichum*: C, ramas hifales septadas antes de producirse la fragmentación, x 3000; D, después de la fragmentación, x 3000.

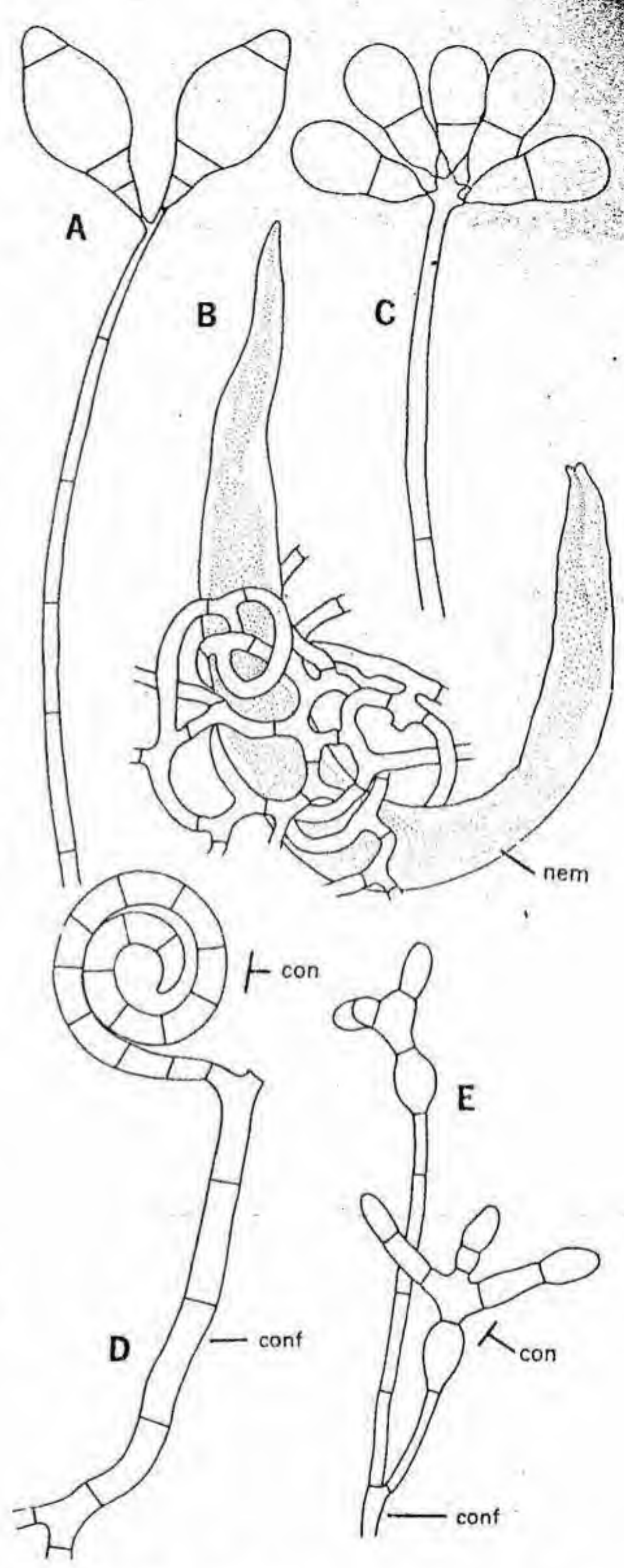


FIGURA 4-89 A, B, *Dactylaria*: A, ápice de un conidióforo con dos conidios, x 845; B, red de lazos adhesivos atrapando un nemátodo (nem), x 90. C, parte del conidióforo de *Arthrotrix* con un grupo terminal de conidios, x 1000. D, conidio (con) y conidióforo (conf) de *Helicoma*, x 1570. E, conidióforo de *Clavariopsis* provisto de dos conidios, x 1115.

bien diferenciados. Las especies de *Dactylaria* (fig. 4-89 A, B), frecuentes sobre estiércol y boñiga, pertenecen a este tipo. Un cierto número de especies de este género es interesante a causa de los lazos caza-nematodos que producen sus hifas. *Arthrobotrys* (fig. 4-89 C) y otros géneros poseen lazos parecidos o estructuras adhesivas que capturan pequeños animales. Una vez capturados, los cuerpos de estos animales son penetrados por hifas absorbentes especiales y aprovechados por el hongo como alimento. Muchos de estos hongos, que pueden vivir enteramente como saprobios, pueden cultivarse fácilmente. Algunas especies dejan de producir lazos cuando se las ha

cultivado durante un cierto tiempo en cultivo puro; pero se puede inducir la producción de lazos si se añaden nematodos a dichos cultivos.

Quizás los conidios más sorprendentes sean los de algunos hongos imperfectos acuáticos. En ellos, la forma de la espóra guarda, según parece, relación con el tipo de hábitat y probablemente es importante para su dispersión. En uno de los grupos, dentro del cual podemos citar el género *Helicoma* (fig. 4-89 D), las esporas están enrolladas en espiral; en otros, las esporas son tetrarradiadas, presentando cuatro brazos, como en *Clavariopsis* (fig. 4-89 E) y en *Tetracladium*.

BIBLIOGRAFIA GENERAL SOBRE LOS EUMICETES

- Ainsworth, G. C., *Dictionary of the Fungi*. Kew: Commonwealth Mycological Institute (1961).
- Alexopoulos, C. J., *Introductory Mycology*, 2.^a ed. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1962).
- Bessey, E. A., *Morphology and Taxonomy of Fungi*. Filadelfia: The Blakiston Co. (1950).
- Chadefaud, M., en Chadefaud, M. y Emberger, L., *Traité de Botanique Systématique*. Vol. I. París: Masson et Cie (1960).
- Cochrane, V. W., *Physiology of Fungi*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1958).
- Gaumann, E. A., *The Fungi*. (Trad. por F. L. Wynd). Nueva York: Hafner Publishing Co. (1952).
- Gray, W. D., *The Relation of Fungi to Human Affairs*. Nueva York: Holt, Rinehart & Winston, Inc. (1959).
- Hawker, L. E., *The Physiology of Reproduction in Fungi*. Cambridge: Cambridge University Press (Cambridge Monogr. in Exp. Biol., 1957).
- Linton, A. H., Folkes, B. F. y Carlile, M. J., *An Introduction to the Biology of Micro-organisms*. Londres: Edward Arnold (editores) Ltd. (1960).
- Ingold, C. T., *Dispersal in Fungi*. Oxford: Clarendon Press (1953).
- *The Biology of Fungi*. Londres: Hutchinson Educational Ltd. (1961).
- Johnson, T. W., Jr. y Sparrow, F. K., Jr., *Fungi in Oceans and Estuaries*. Nueva York: Hafner Publishing Co. (1961).
- Martin, G. W., "Key to the Families of Fungi". En Ainsworth, G. C., *Dictionary of the Fungi*. Págs. 497-517. Kew, Surrey: Commonwealth Mycological Institute (1961).
- Raper, J. R., "Sexual Versatility and Evolutionary Processes in Fungi". *Mycologia*, 51: 107-124 (1959).
- "The Control of Sex in Fungi". *Am. J. Bot.*, 47: 794-808 (1960).
- Snell, W. H. y Dick, E. A., *A Glossary of Mycology*. Cambridge Mass.: Harvard University Press (1957).

BIBLIOGRAFIA SOBRE LOS FICOMICETES

- Blakeslee, A. F., "Sexual Reproduction in the Mucorinae". *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 40: 205-319 (1904).
- Cantino, E. C., "Physiology and Phylogeny in the Water Molds—A Reevaluation". *Quart. Rev. Biol.*, 30: 138-149 (1955).
- "The Relation between Biochemical and Morphological Differentiation in Non-filamentous Fungi". *11 th Symposium, Soc. Gen. Microbiol.* Cambridge: Cambridge University Press (1961).
- Coker, W. C., *The Saprolegniaceae with Notes on Other Water Molds*. Chapel Hill: University of North Carolina Press (1923).
- Emerson, R., "The Biology of the Water Molds". En *Aspects of Synthesis and Order of Growth*. Princeton, N. J.: Princeton University Press (1955).
- Fitzpatrick, H. M., *The Lower Fungi, Phycomycetes*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1930).
- Hawker, L. E. y Abbott, P. M., "Fine Structure of Young Vegetative Hyphae of *Pythium debaryanum*". *J. Gen. Microbiol.*, 31: 491-494 (1963).
- Hesseltine, C. W., "Genera of Mucorales with Notes on Their Synonymy". *Mycologia*, 47: 344-563 (1955).
- Koch, W. J., "Studies of the Motile Cells of Chytrids, II: Internal Structure of the Body Observed with Light Microscopy". *Am. J. Bot.*, 45: 59-72 (1958).
- Lovett, J. S. y Cantino, E. C., "The Relation between Biochemical and Morphological Differentiation in *Blastocladiella emersonii*, I and II". *Am. J. Bot.*, 47: 499-504; 550-560 (1960).
- Sansome, E., "Meiosis in *Pythium debaryanum* Hesse and Its Significance in the Life History of the Biflagellatae". *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 46: 63-72 (1963).
- Sparrow, F. K., "Interrelationships and Phylogeny of the Aquatic Phycomycetes". *Mycologia*, 50: 797-813 (1958).
- *Aquatic Phycomycetes*. Ann Arbor: University of Michigan Press (1960).
- Waterhouse, G. M., "The Zoospore". *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 45: 1-20 (1962).
- Zycha, H., *Mucorineae. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*. Vol. 6a. Leipzig: Gebrüder Borntraeger (1935).

BIBLIOGRAFIA SOBRE LOS ASCOMICETES

- Benjamin, C. R., "Ascocarps of *Aspergillum* and *Penicillium*". *Mycologia*, 47: 669-687 (1955).
- Benjamin, R. K., "A New Genus of the Gymnoascaceae with a Review of the Other Genera". *El Aliso*, 3: 301-328 (1956).
- Cook, A. H. (Ed.), *The Chemistry and Biology of Yeasts*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1958).
- Dennis, R. W. G., *British Cup Fungi and Their Allies*. Londres: The Ray Society (1960).
- Gilkey, H. M., "Inuberales". *North American Flora*, II, 1: 1-36 (1954).
- Guilliermond, A., "Sexuality, Developmental Cycle, and Phylogeny of Yeasts". *Bot. Rev.*, 6: 1-24 (1940).
- Lindgren, C. C., *The Yeast Cell, Its Genetics and Cytology*. St. Louis: Educational Publishers, Inc. (1949).

- Lodder, J. y Kreger-van Rig, N. J. W., *The Yeast*. Amsterdam: North Holland Publishing Co. (1952).
- Luttrell, E. S., "Taxonomy of the Pyrenomycetes". *Univ. Missouri Stud.*, 24(3), Columbia (1951).
- "The Ascostromatic Ascomycetes". *Mycologia*, 47: 511-532 (1955).
- Miller, J. H., "A Revision of the Classification of the Ascomycetes with Special Emphasis on the Pyrenomycetes". *Mycologia*, 41: 99-127 (1949).
- Moore, R. T. y McAlear, J. H., "Fine Structure of the Mycota". *Am. J. Bot.*, 49: 86-94 (1962).
- Munk, A., "Danish Pyrenomycetes". *Dansk. Bot. Arkiv.*, 17: 1-491 (1957).
- Nannfeldt, J. A., "Studien Über die Morphologie und Systematik der Nicht Lichenisierten Inoperculaten Discomyceten". *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal.*, Ser. IV, 8(2): 1-368 (1932).
- Nickerson, W. J., "Symposium on Biochemical Bases of Morphogenesis in Fungi". *Bact. Rev.*, 27(3): 293-304 (1963).
- Pontecorvo, G., "The Parasexual Cycle in Fungi". *Ann. Rev. Microbiol.*, 10: 393-400 (1956).
- Pontecorvo, G. y Roper, J. A., "Genetic Analysis without Sexual Reproduction by Means of Polyploidy in *Aspergillus nidulans*". *J. Gen. Microbiol.*, 6: VII (1952).
- Seaver, F. J., *The North American Cup-Fungi (Operculates)*. Nueva York: Editado por el autor (1928).
- *The North American Cup-Fungi (Inoperculates)*. Nueva York: Editado por el autor (1951).

BIBLIOGRAFIA SOBRE LOS BASIDIOMICETES

- Arthur, J. C., *Manual of the Rusts of the United States and Canada*. Lafayette, Ind.: Purdue Research Foundation (1934).
- Bracker, C. E., Jr. y Butler, E. E., "The Ultrastructure and Development of Septa in Hyphae of *Rhizoctonia solani*". *Mycologia*, 55: 627-632 (1963).
- Brodie, J. H., "The Splash-cup Dispersal Mechanism in Plants". *Can. J. Bot.*, 29: 224-234 (1951).
- Coker, W. C. y Couch, J. N., *The Gasteromycetes of the Eastern United States and Canada*. Chapel Hill: Un. of North Carolina Press (1928).
- Corner, E. J. H., *A Monograph of Clavaria and Allied Genera*. Londres: Oxford University Press (1950).
- Craigie, J. H., "Discovery of the Function of the Pycnia of the Rust Fungi". *Nature (Londres)*, 120: 765-767 (1927).
- Cummins, G. B., *Illustrated Genera of Rust Fungi*. Minneapolis: Burgess Publishing Co. (1959).
- Cunningham, G. H., *The Gasteromycetes of Australia and New Zealand*. Dunedin, New Zealand: Editado por el autor (1944).
- Eriksson, J., "Studies in the Heterobasidiomycetes and Homobasidiomycetes—Aphylllophorales of Muddus National Park". *Symbol. Bot. Upsal.*, 16 (1958).
- Fergus, C. L., *Illustrated Genera of Wood Decay Fungi*. Minneapolis: Burgess Publishing Co. (1960).
- Fischer, G. W. y Holton, C. S., *Biology and Control of Smut Fungi*. Nueva York: Ronald Press Co. (1957).

- Martin, G. W., "Revision of the North Central Tremellales". *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.*, 19: 1-122 (1952).
- Ramsbottom, J., *Mushrooms and Toadstools*. Londres: Collins (1953).
- Rogers, D. P., "The Basidium". *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.*, 16: 160-183 (1934).
- Savile, D. B. O., "Cellular Mechanics, Taxonomy and Evolution in the Uredinales and Ustilaginales". *Mycologia*, 46: 735-761 (1954).
- Seaver, F. J., *The North American Cup-Fungi (Inoperculates)*. Nueva York: Editado por el autor (1951).
- Takemaru, T., "Genetical Studies on Fungi, X: The Mating System in Hymenomycetes and Its Genetical Mechanism". *Biol. J. Okayama Univ.*, 7: 133-211 (1961).
- Talbot, P. H. B., "Micro-morphology of the Lower Hymenomycetes". *Bothalia*, 6: 249-299 (1954).

BIBLIOGRAFIA SOBRE LOS HONGOS IMPERFECTOS

- Barnett, H. L., *Illustrated Genera of Imperfect Fungi*, 2.^a Minneapolis: Burgess Publishing Co. (1960).
- Duddington, C. L., "Fungi That Attack Microscopic Animals". *Bot. Rev.*, 21: 377-439 (1955).
- Hughes, S. J., "Conidiophores, Conidia, and Classification". *Can. J. Bot.*, 31: 577-659 (1953).
- Pramer, D., "Nematode-trapping Fungi". *Science*, 144: 382-388 (1964).
- Saccardo, P. A., *Sylloge Fungorum Omnium Hucusque Cognitorum*. Vol. 14. Pavia: Editado por el autor (1899).
- Tubaki, K., "Studies on the Japanese Hyphomycetes, V: Leaf and Stem Group with a Discussion of the Classification of Hyphomycetes and Their Perfect Stages". *J. Hattori Bot. Lab.*, 20: 142-244 (1958).
- "Taxonomic Study of the Hyphomycetes". *Ann. Rept. Inst. Fermentation*, Osaka, 1961-1962. Núm. 1. (1963).

5 LÍQUENES

Aunque en la actualidad los líquenes se consideran con frecuencia como una división de plantas independiente, la mayoría de los liquenólogos consideran que forman parte de los hongos. Se han descrito más de 17 000 especies de líquenes, y más de 2000 de entre ellas son de América del Norte. Los hongos de los líquenes se diferencian poco de otros hongos parásitos, excepto en que las hifas fúngicas del líquen y las células algales están tan intensamente interrelacionadas que la asociación obtenida se comporta como una planta independiente. Esta asociación, o líquen, se reproduce a sí misma como un conjunto y no como un alga o como un hongo. Claro está que, en muchos casos, el micobionte, o parte fúngica, no puede reproducirse a sí mismo y vivir independientemente en la naturaleza. Pero la parte algal es capaz de sobrevivir tanto como componente de un líquen como en forma de organismo independiente. En condiciones de cultivo puro en el laboratorio, un gran número de ficobiontes (participantes algales) se han reproducido sexualmente y se han desarrollado mejor que en la asociación líquénica. Recientemente se ha logrado que el micobionte cultivado llegara a reproducirse sexualmente y, en raros casos, se han producido estructuras reproductoras asexuales.

En el talo del líquen es frecuente que las células del ficobionte se encuentren algo alteradas. Es difícil o imposible determinar la especie a que corresponde el componente algal, si no se cultiva por separado. En cambio, el micobionte pertenece, en general, a especies de vida exclusivamente limitada a la forma líquenificada. Por ello, la taxonomía de los líquenes es esencialmente una taxonomía fúngica, puesto que el micobionte confiere normalmente al líquen la mayor

parte de su morfología. Y algo más importante, las estructuras reproductoras sexuales pertenecen exclusivamente al hongo.

La mayoría de los líquenes contienen una sola especie de alga, aunque en algunos casos se encuentran representadas dos o tres especies. También puede encontrarse la misma especie de algas en diversos líquenes. En la mayoría de los líquenes, el ficobionte es un alga verde (división clorófitos), en especial el alga verde *Trebouxia*. Las algas azules (división cianófitos) están también representadas en muchos líquenes. En algunos casos, *Nostoc* constituye la mayor parte del talo del líquen; en otros, como en el líquen *Ephebe*, el talo está formado de modo predominante por *Stigonema*.

En general, el micobionte es un ascomicete; pero algunos basidiomicetes tropicales, algunos deuteromicetes y, en opinión de algunos, un solo ficomicete, llevan una vida líquenificada. Se encuentran bacterias como contaminantes de los líquenes, pero nunca se ha demostrado que constituyan una parte esencial del líquen.

MORFOLOGÍA GENERAL

El talo de los líquenes puede ser no estratificado o estratificado (fig. 5-1). En el tipo no estratificado, las células del alga se encuentran uniformemente repartidas por todo su espesor; se denomina homómero. A causa de su falta de organización, este tipo se considera como más primitivo que el heterómero (estratificado), en el cual las células del alga están limitadas principalmente a una capa determinada.

La forma del talo de los líquenes es constante para cada especie y tiene mucha importancia de cara a la clasificación de los líquenes. Algunas formas de talo frecuentes son fáciles de reconocer: sorediano, crustáceo, foliáceo, escuamuloso, fruticoso y gelatinoso.

El talo sorediado es muy primitivo (fig. 5-2 D) y en muchos casos no presenta estructuras reproductoras sexuales. Debido a su organización homómera y a la falta de cualquier morfología distintiva, un líquen sorediado forma solamente una capa pulverulenta sobre el sustrato y es por

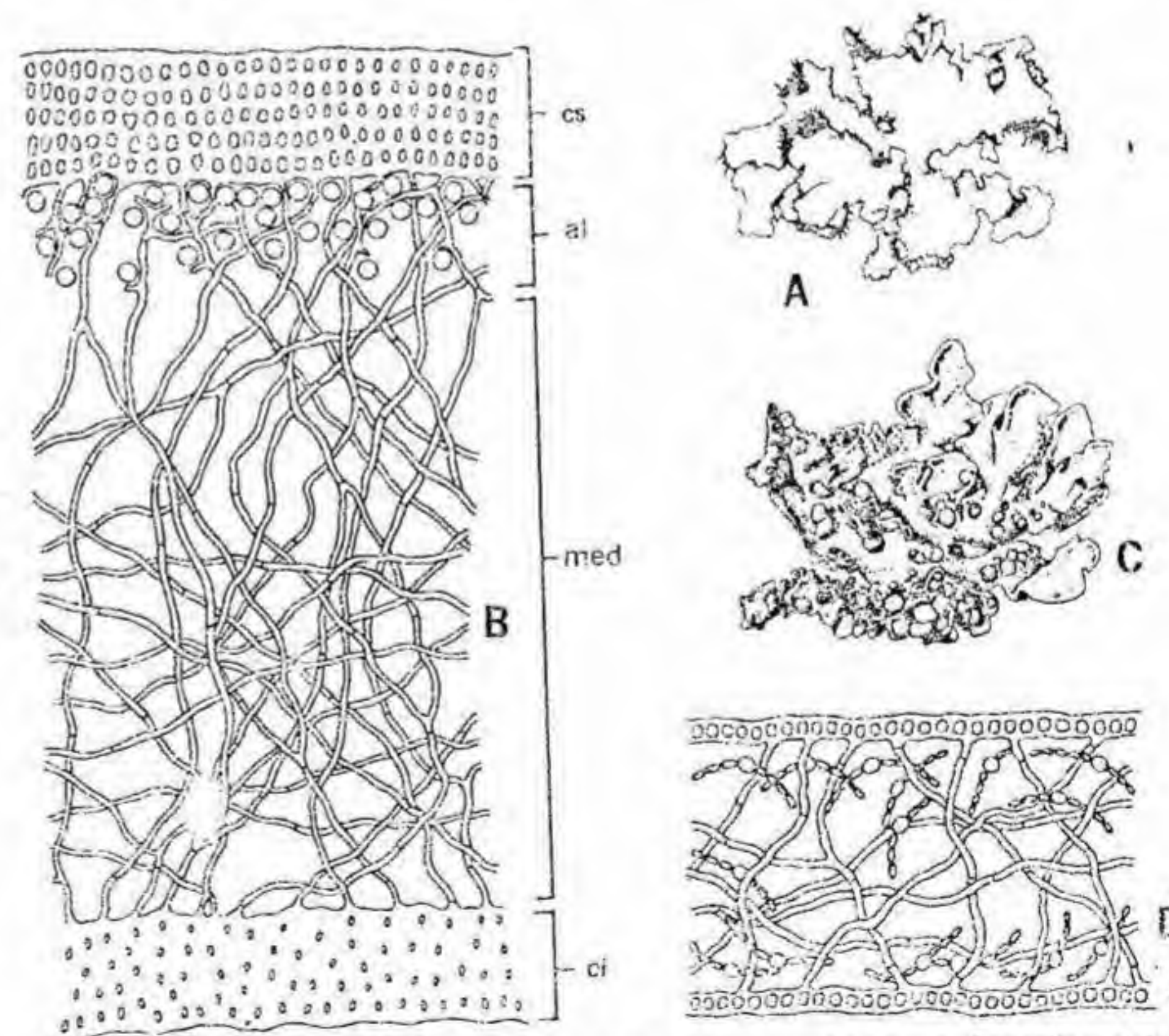


FIGURA 5-1 Líquenes foliáceos mostrando la estructura del talo: A, *Perlmia perlata*, aspecto general, x 1,7; B, *P. perlata*, corte transversal mostrando el talo estratificado, con el córtex superior (cs), la capa gonidial o algal (al), la médula (med), el córtex inferior (ci), x 450; C, *Leptogium tremelloides*, aspecto general, x 1,8; D, *L. tremelloides*, corte transversal del talo mostrando su estructura no estratificada, x 220. (B, D, según Schneider.)

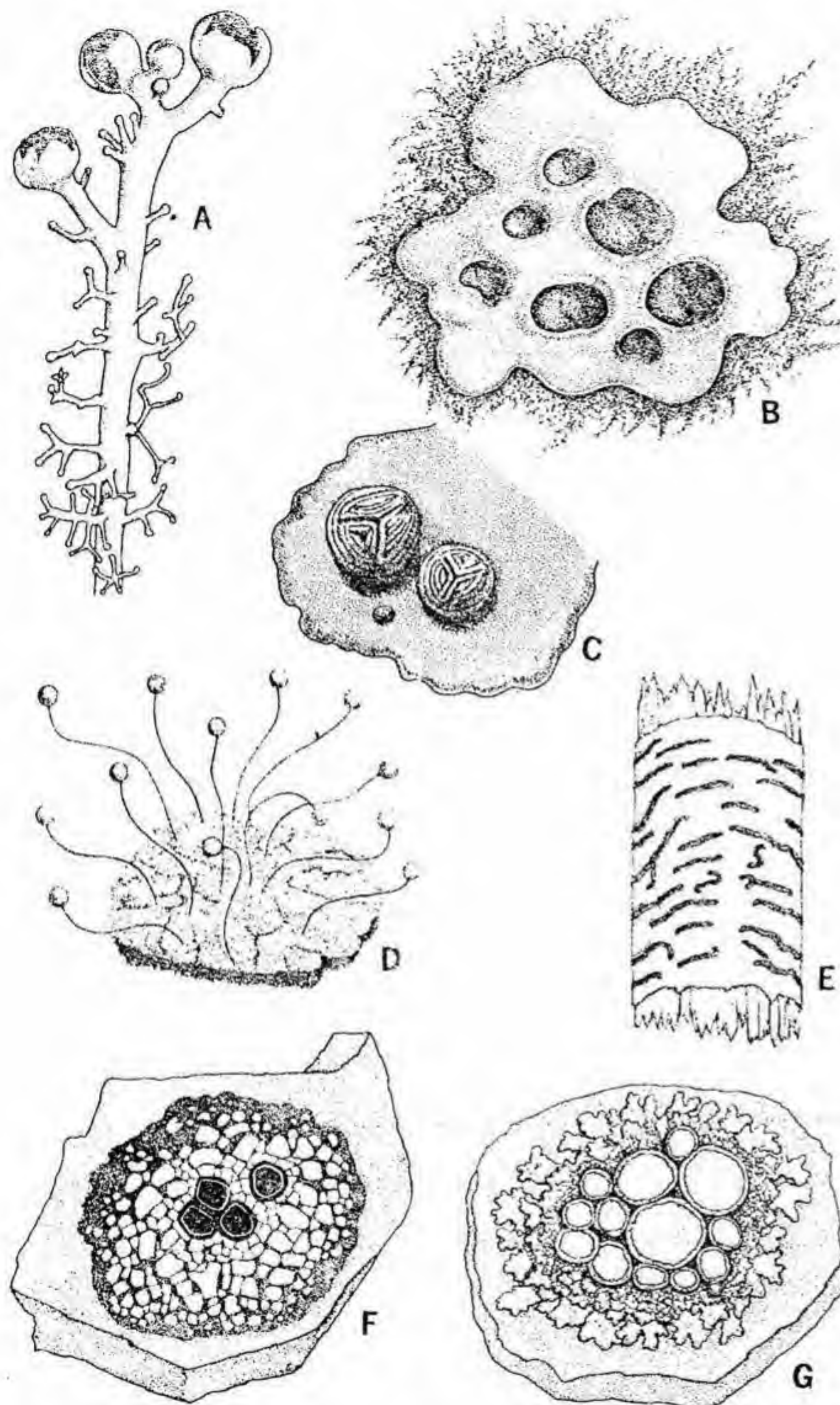


FIGURA 5-2 Morfología del talo de los líquenes: A, *Sphaerophorus globosus*, parte superior del talo fruticuloso con receptáculos taloides que contienen los apotecios, x 5; B, *Solorina saccata*, mostrando los apotecios hundidos en el talo foliáceo, x 2; C, *Umbilicaria polyphylla*, mostrando sus apotecios giromados implantados sobre el talo foliáceo, x 10; D, *Coniocybe furfuracea*, talo sorediado, con apotecios estipitados, x 10; E, *Graphys scripta*, talo crustáceo hipofleo, con apotecios lirelinos, x 2,5; F, *Rhizocarpon geographicum*, talo crustáceo con apotecios, x 2,5; G, *Caloplaca elegans*, talo foliáceo con apotecios, x 3.

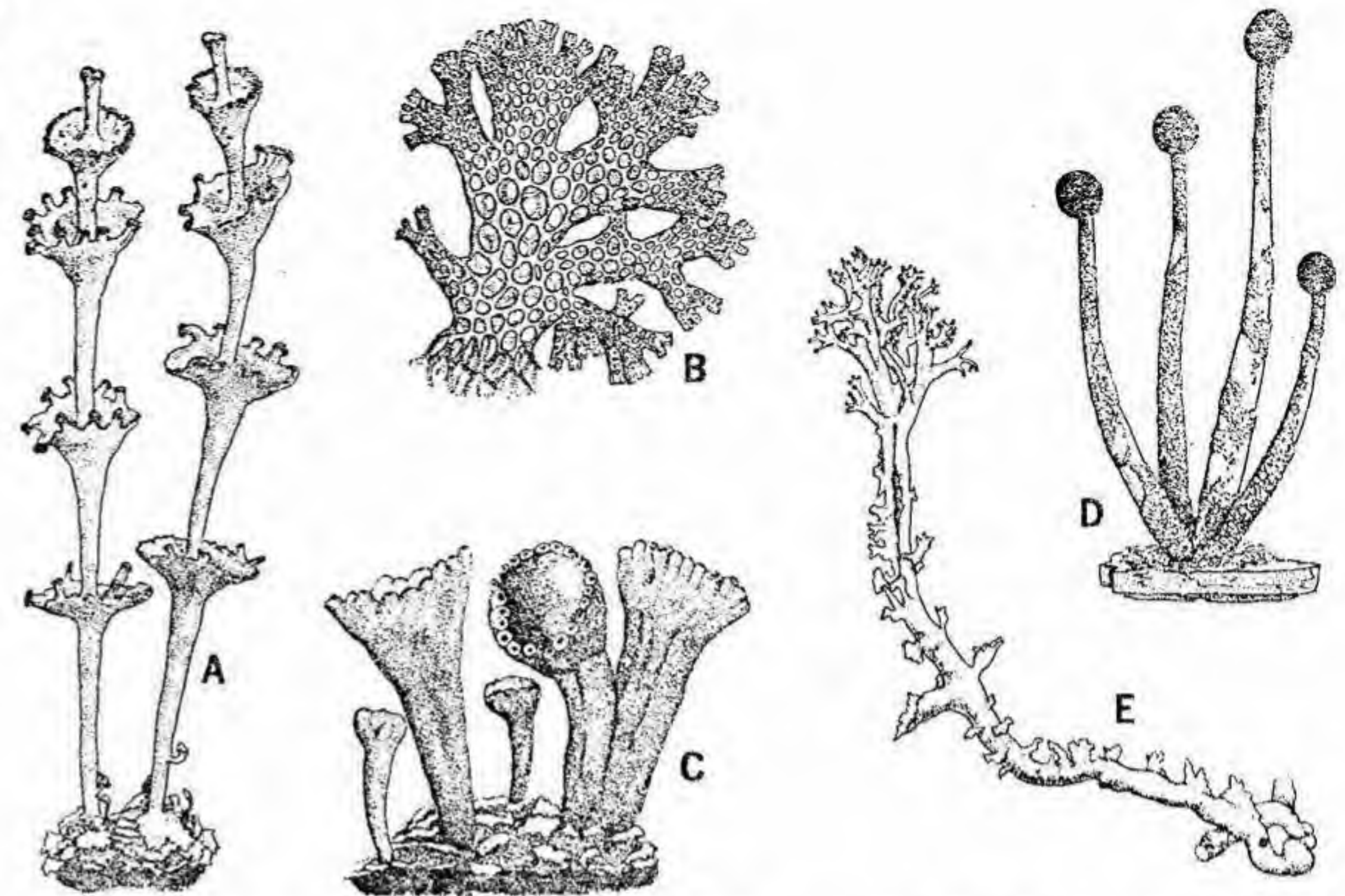


FIGURA 5-3 Podocios fruticulosos de diversos líquenes: A, *Cladonia verticillata*, x 2; B, C, *retipora*, x 2,5; C, *C. deformis*, x 2; D, *Pilophoron cereolus*, x 35; E, *Cladonia furcata*, x 1,5.

ello prácticamente imposible de identificar cuando faltan en él estructuras reproductoras sexuales. Muchos de estos líquenes se incluyen dentro del género *Lepraria*.

Un talo crustáceo puede ser homómero o heterómero (fig. 5-2 E, F). En las formas crustáceas heterómeras, el líquen constituye una fina costra estrechamente adherida al sustrato. Las hifas de la parte superior de la costra constituyen un córtex superior. Normalmente, estas hifas están fuertemente soldadas entre sí y altamente gelatinizadas; pueden ser coloreadas o casi translúcidas. Las células de la capa algal (o capa gonidial) que se encuentra debajo del córtex, están rodeadas por una red laxa de hifas. Debajo de la capa algal se encuentra una medula de espesor variable constituida por hifas laxamente entretejidas. Las hifas inferiores actúan como hifas rizoidales, fijando el talo al sustrato. En algunas formas crustáceas, que crecen sobre un sustrato relativamente blando (por ejemplo, corteza), una parte del talo penetra en el interior de las capas externas del sustrato. Así, las células del sustrato y las del talo del líquen se encuentran entremezcladas. Esto no implica que haya saprofitismo ni

parasitismo; simplemente, el sustrato posee una textura adecuada para el líquen que, al parecer, saca poco o ningún alimento de él. En los líquenes crustáceos homómeros, básicamente falta toda estratificación, aunque pueda diferenciarse una fina capa cortical superior.

El talo foliáceo presenta un gran parecido con el crustáceo (fig. 5-1, 2 B, C, G, 9 A). Posee también un córtex superior, una capa algal y una medula. Sin embargo, en las especies crustáceas, no es posible separar el talo del sustrato sin romperlo; podríamos decir que está como "pintado" sobre el sustrato. En las formas foliáceas, el talo puede arrancarse con cuidado del sustrato, en parte gracias al mayor espesor del talo foliáceo y también a su unión más laxa sobre el sustrato. En algunos líquenes foliáceos, el talo puede estar unido al sustrato por un solo grupo de hifas, formando una especie de ombligo central; el resto del talo se extiende a partir de este único punto de unión. En otros casos, el talo está fijado por un cierto número de haces de hifas (rizinas). Según sea la especie, el talo foliáceo puede poseer bajo la medula un córtex inferior formado por hifas densamente aplicadas.

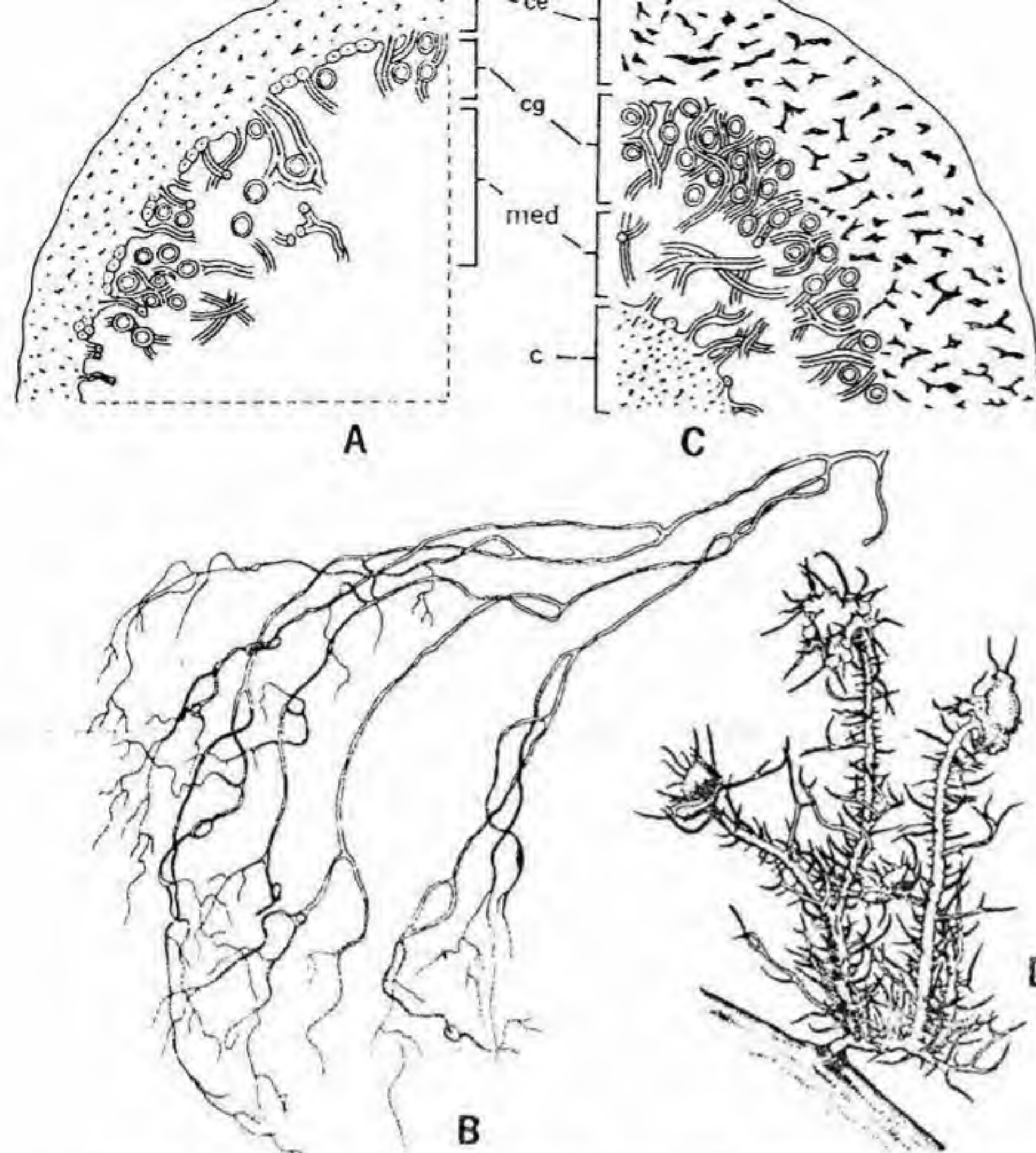


FIGURA 5-4 Talos fruticulosos de dos líquenes: A, *Alectoria*, corte transversal del talo mostrando el córtex externo (ce), la capa gonidial (cg) y la medula (med), x 165; B, *Alectoria*, aspecto general, x 0,75; C, *Usnea*, corte transversal del talo, mostrando su anatomía, con el filamento central (c), x 165; D, *Usnea*, aspecto general, x 1,2. (A, C, según des Abbayes, con permiso de Paul Lechevalier.)

El córtex inferior es coloreado o incoloro y su estructura varía considerablemente.

Por su estructura, el talo escuamuloso es parecido al tipo foliáceo (fig. 5-3 A, C). Sin embargo, el talo escuamuloso está formado por muchos lóbulos pequeños, que pueden estar laxamente unidos entre sí; en algunas especies de *Cladonia*, estos lóbulos (o escuámulas), constituyen colonias en las cuales cada escuámula es libre e independiente de las que la rodean. En otras, como en algunas especies de *Lecidea*, las escuámulas constituyen un talo más o menos lobulado, cuyos lóbulos pueden estar íntimamente conectados entre sí.

El talo fruticuloso tiene aspecto de pequeño arbusto, con ramas cilíndricas o aplanadas (fig.

5-2 A, 4). La ramificación puede ser simple o muy compleja. El talo puede ser rígido y erecto, o péndulo. Se conocen algunas formas péndulas que alcanzan más de 7 m de longitud (por ejemplo, *Usnea longissima*). La mayoría de los talos fruticulosos son heterómeros, pero la estratificación es, hasta cierto punto, distinta de la que tienen los tipos descritos hasta ahora. En sección transversal, su talo puede ser hueco o macizo. El córtex exterior es grueso o, con menor frecuencia, más bien fino. La capa algal es, en general, más delgada que los talos foliáceos o crustáceos. Con frecuencia existe una medula que llena el centro del talo, pero puede formar simplemente una capa que comprende la capa algal, dejando el centro hueco (por ejemplo, *Alectoria*). En

algunas formas fruticulosas, la medula presenta dos capas: la capa externa, constituida por hifas laxamente entrelazadas y la capa interna, en forma de cordón axial formado por hifas de pared gruesa estrechamente soldadas entre sí (fig. 5-4).

El talo gelatinoso es básicamente homómero, con algas azules que dominan en la determinación de su estructura (fig. 5-5); el hongo parece más escaso. La mayoría de los líquenes gelatinosos son negros o negruzcos. El nombre de gelati-

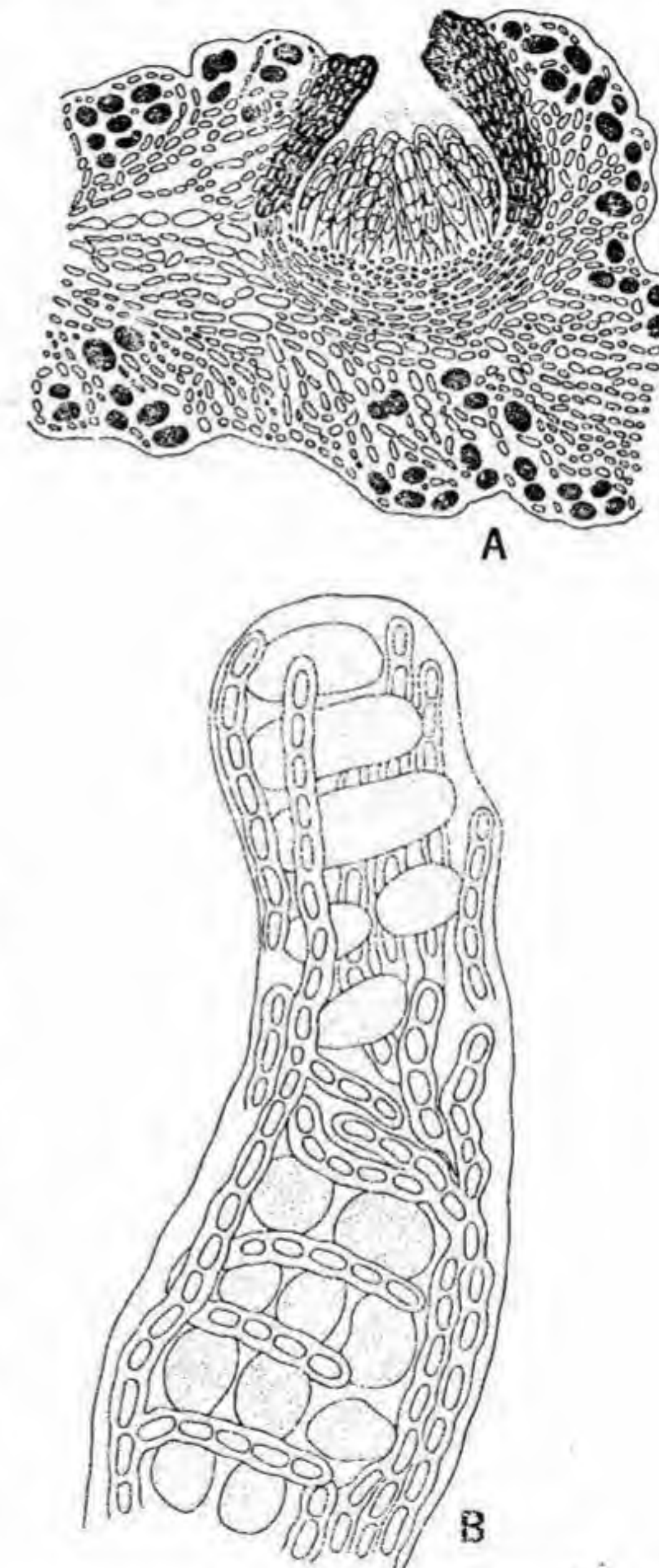


FIGURA 5-5 Talo gelatinoso de *Ephebe lanata*, y su anatomía: A, corte a nivel de un apotecio, x 310; B, ápice de una ramita, x 1000. (Según Gailloz, con permiso de Ejnar Munksgaard.)

nosos se refiere a su textura en estado húmedo. *Geosiphon pyriforme* ha sido considerado como el único ficomicete liquenificado. Es claramente distinto de cualquier otro líquen, en particular por su morfología (fig. 5-6). Esta planta es efímera, y aparece solamente en otoño (de septiembre a diciembre) sobre suelos arcillosos de Europa Central. En *Geosiphon* se producen estructuras bulbosas ricas en reservas alimenticias. Algunas de éstas incorporan en su interior filamentos de *Nostoc*, y el crecimiento de las colonias de esta cianoficea provoca el aumento de tamaño de la célula de *Geosiphon* hasta constituir una vesícula piriforme. Puesto que el hongo es incoloro, el líquen recuerda una colonia de *Nostoc*. Un estudio más detallado permite ver la presencia de hifas uniendo al suelo las vesículas piriformes. Ha habido alguna controversia acerca de si *Geosiphon* es o no un líquen; algunos investigadores lo han considerado un alga y otros un hongo.

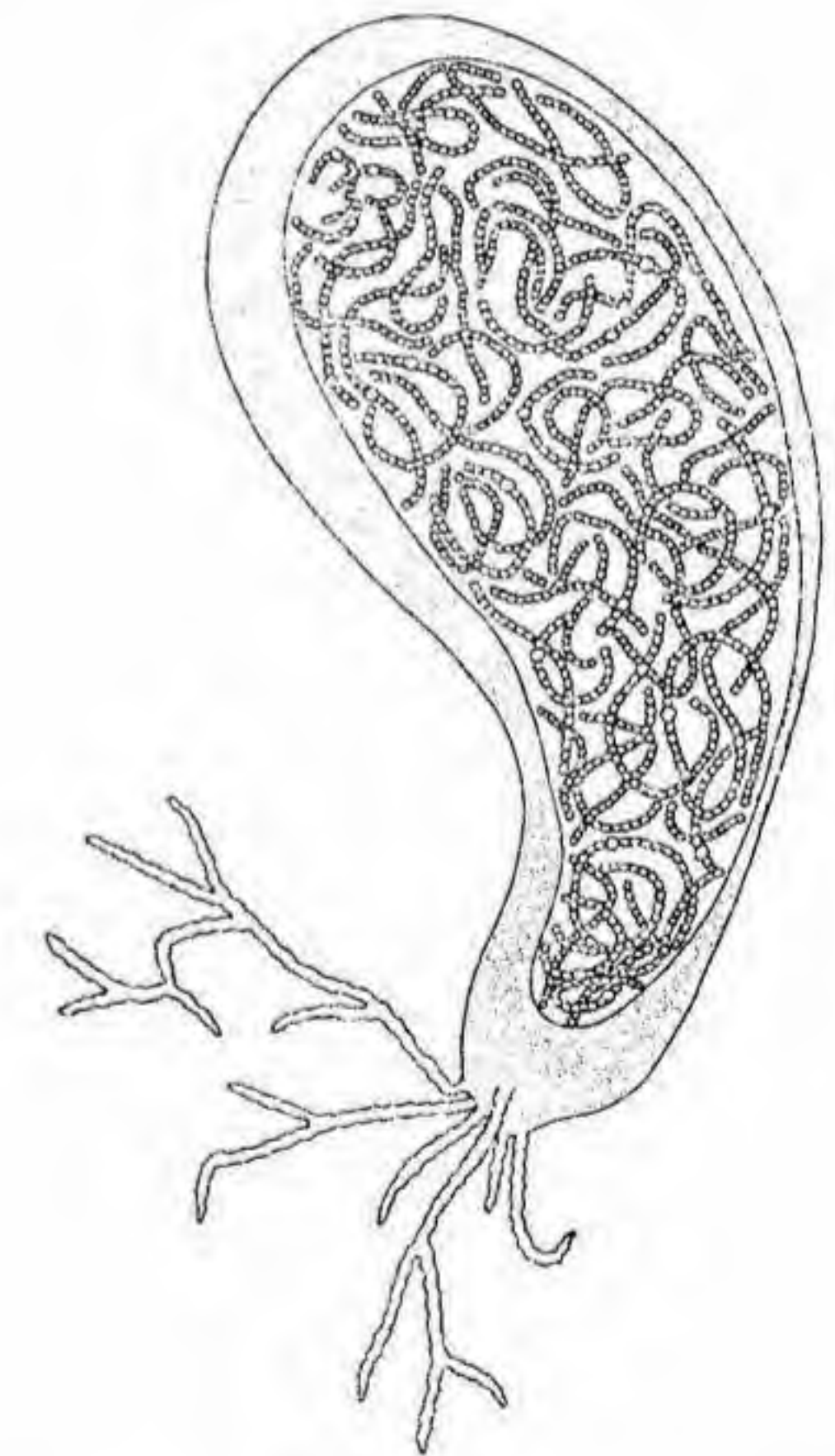


FIGURA 5-6 Detalle de un supuesto líquen ficomicetoide, *Geosiphon pyriforme*, x 75.

ESTRUCTURA DEL TALLO

Algunos líquenes (por ejemplo, *Parmelia saxatilis*) presentan sobre su talo unas papilas coralliformes. Están constituidas por protuberancias rígidas del córtex superior, juntamente con parte de las capas algal y medular del tallo, y se denominan isidios (fig. 5-7). Los isidios se separan fácilmente del talo y probablemente actúan como propágulos vegetativos.

En muchos líquenes, el córtex superior o externo se rompe y a través de la abertura salen células del alga rodeadas por hifas fúngicas, producidas desde el nivel de la medula y forman masas polvorientas laxas sobre la superficie del talo (fig. 5-8). Es probable que estas masas polvorientas, denominadas soredios, sean importantes de cara a la reproducción del líquen. Muchas especies de *Cladonia* están revestidas por un polvo verde amarillento constituido por soredios (fig. 5-3 C).

Algunos líquenes —por ejemplo, *Peltigera aphthosa*— presentan sobre su córtex superior protuberancias en forma de verruguita. Se denominan cefalodios y constituyen un líquen epifítico que crece sobre la superficie del talo de *Peltigera* (fig. 5-9). Los cefalodios pueden ser tanto internos como externos. No se sabe con seguridad cómo se originan los cefalodios internos, pero se presentan de modo constante en algunos líquenes, como en *Salorina crocea*. Las algas de los cefalodios son distintas de las del líquen hospedante. En la mayoría de los casos, los cefalodios contienen algas azules, mientras que el hospedante posee algas verdes. Los cefalodios externos son producidos por soredios que, llevados por el viento, van a caer sobre el talo del “hospedante”. Sus hifas rizoidales penetran en el interior del hospedante y crecen y se diferencian para formar cefalodios epifíticos. Los soredios no formarán cefalodios a menos que vayan a caer sobre un determinado hospedante, específico de cada tipo de ellos.

El líquen *Sticta* posee fosetas en forma de copa, constituidas por hifas no gelatinizadas que forman aberturas a través del córtex inferior denominadas cifelas (fig. 5-10 A); dichas fosetas no tienen ninguna función conocida, pero pueden tener importancia para la aireación del talo. Las pseudocifelas, poros que se encuentran en el córtex superior o inferior de algunos líquenes (fig. 5-10 B), son generalmente más pequeñas que las cifelas y constituyen pequeñas manchitas blancas.

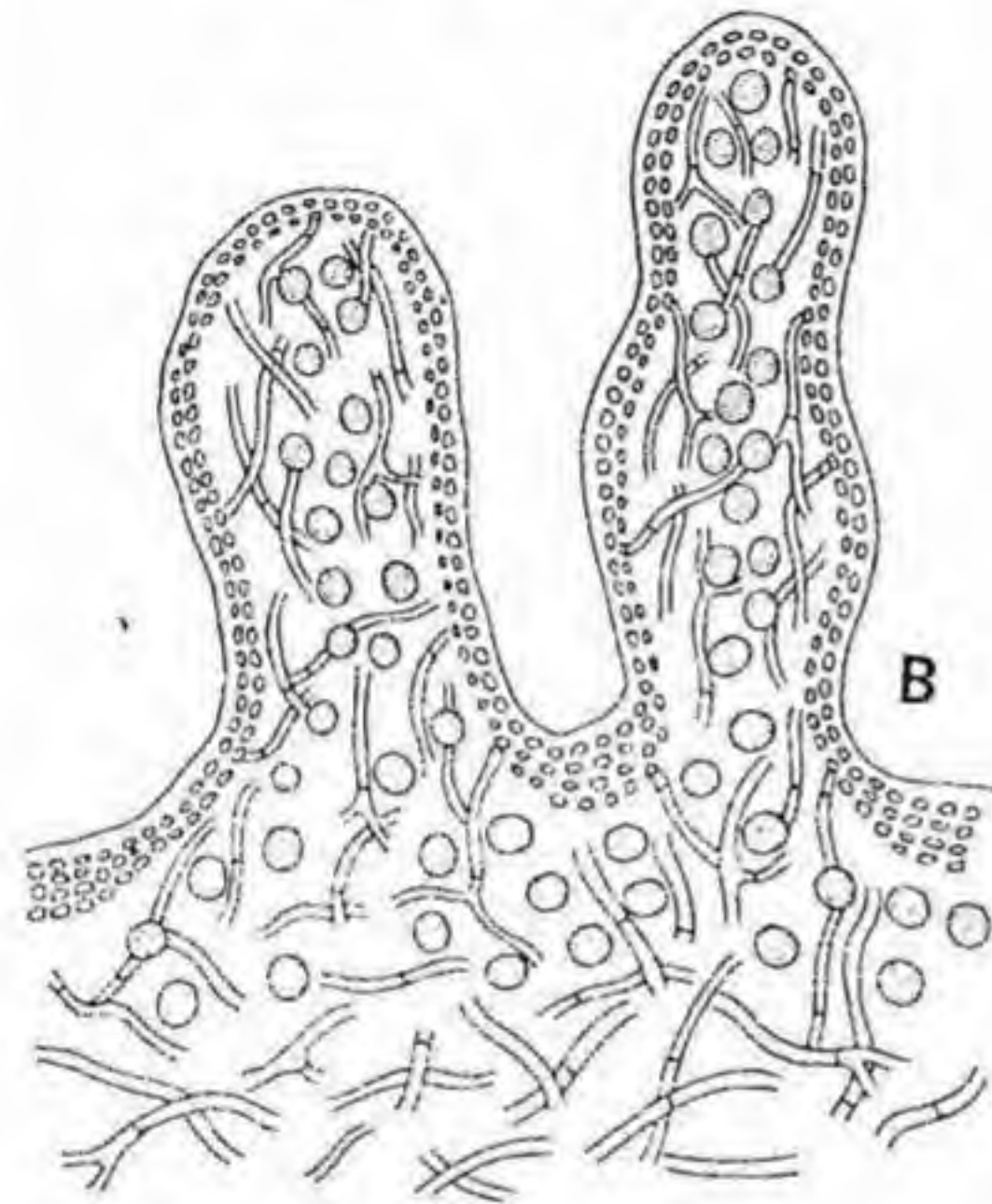
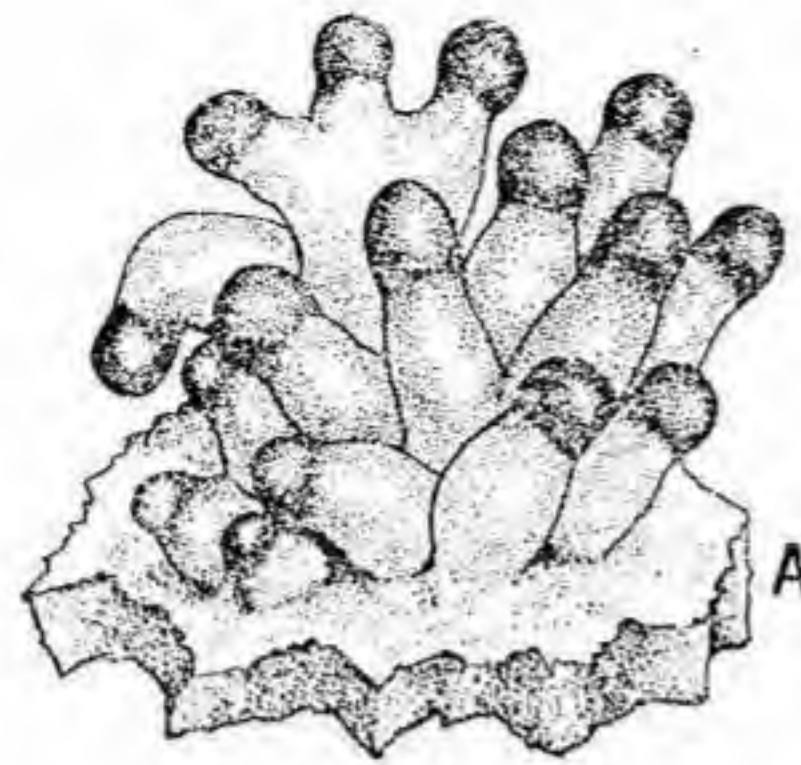


FIGURA 5-7 Isidios de *Lobaria pulmonaria*: A, isidios procedentes de la parte superior del talo, x 50; B, corte longitudinal esquemático de dos isidios, x 200.

En algunos casos se emiten soredios a través de las pseudocifelas, pero nunca a través de las cifelas.

ESTRUCTURAS REPRODUCTORAS Y REPRODUCCION

En el líquen basidiomicete americano *Cora pavonia*, el talo foliáceo se parece a un pequeño hongo yesquero, y, como este último, crece sobre árboles y arbustos (fig. 5-11). El talo crece perpendicularmente a la rama sobre la cual está unido. Cuando está húmedo, presenta una

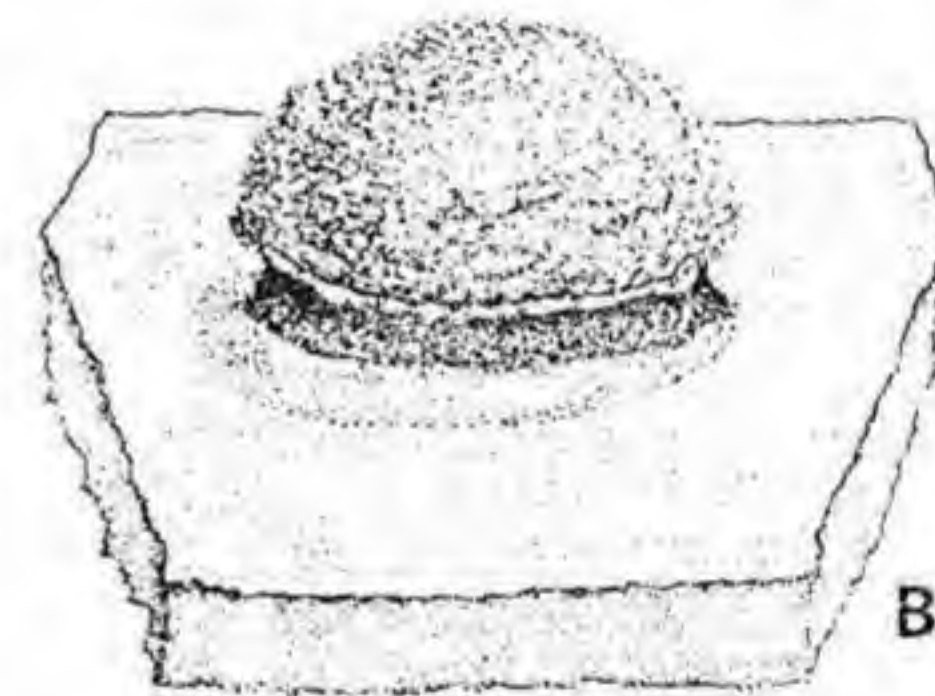
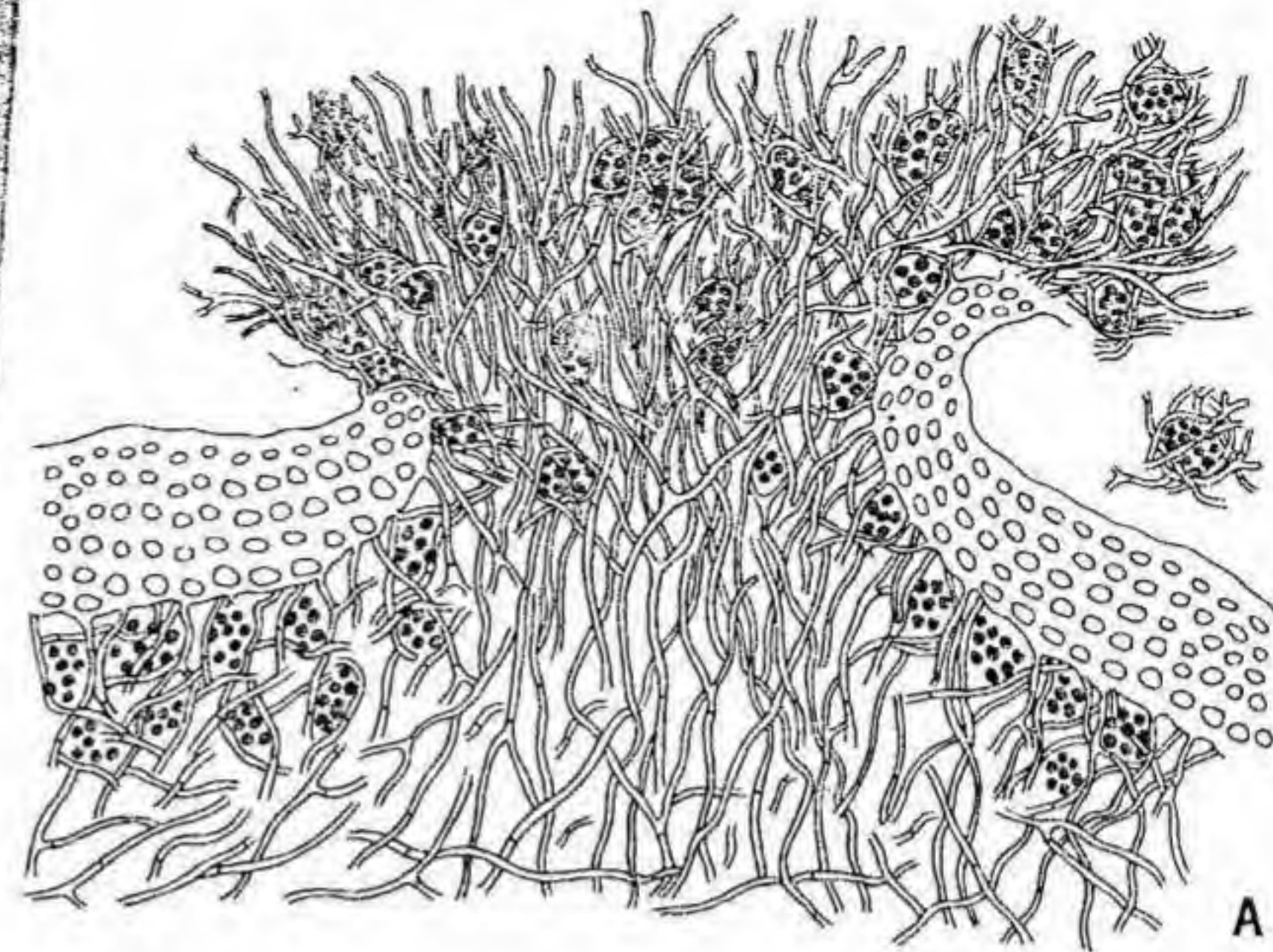


FIGURA 5-8 Masa de soredios (soralio) de *Lobaria verrucosa*: A, corte transversal del talo mostrando la masa de soredios, que irrumpe a través del córtex, x 140; B, aspecto externo de una masa de soredios que atraviese el córtex superior del talo, x 30.

coloración azul verdosa; cuando está seco, es blanco grisáceo. Como en la mayoría de los basidiomicetes del tipo de los yesqueros, la superficie himenial se encuentra sobre la superficie inferior del talo y posee basidios.

Los líquenes ascomicetes poseen ascocarpos de origen sexual denominados apotecios y peritecios (fig. 5-12). El apotecio es un disco abierto, cóncavo o convexo; puede aparecer sobre la superficie del talo, hundido en él o elevado sobre un pedúnculo. En general, en cada talo se producen varios apotecios (fig. 5-1 C, 2, 3, 4 B, D, 9 A). El apotecio es pequeño, raramente supera 1 cm de diámetro y generalmente mide menos de 5 mm de diámetro. En *Pilophoron*, un líquen crustáceo, el apotecio está sostenido por un pedúnculo rígido y erecto: el podocio (fig. 5-3 D). En

Cladonia, el talo primario (el primero en formarse) origina un talo secundario constituido por podocios fruticulosos (fig. 5-3 A-C, E), que normalmente llevan muchos apotecios.

A diferencia de lo que ocurría en la mayoría de los ascomicetes, en los apotecios de muchos líquenes la capacidad para producir esporas se conserva por espacio de varios años. Los líquenes que crecen en lugares bastante sombríos presentan menos apotecios que los ejemplares de la misma especie de líquen que crecen en un hábitat más intensamente iluminado.

En la figura 5-12 A puede verse la anatomía de un tipo frecuente de apotecio. El epitecio puede presentar colores vivos y, con frecuencia, su color es distinto al del resto del talo. La forma, tamaño y morfología de las ascas y

paranisis es variable, según la especie de líquen de que se trate. Las ascas pueden contener una, dos, cuatro, seis, ocho o más esporas; este número es, en general, constante dentro de cada especie dada. Las ascas son inoperculadas. Las esporas se liberan por explosión de la pared del asca cuando el talo está mojado; cuando el talo se deseca, la descarga de esporas cesa. Como ocurría en la mayoría de los discomicetes, las esporas son eyectadas a partir del asca.

Las ascósporas son morfológicamente características de las diversas especies de líquenes. Su

tamaño varía desde una longitud de 2 a 400 micras, hasta el punto que las mayores son visibles a simple vista; pero la mayoría de las especies poseen esporas de 10 a 30 micras de longitud. Las esporas son simples o septadas y, en este caso, con paredes transversales y longitudinales. Algunas ascósporas presentan un septo ecuatorial muy grueso, que hace que la espora parezca bicelular; estas esporas se denominan polariloculares. Las esporas de los líquenes pueden ser opacas o hialinas y con frecuencia presentan colores vivos. Las ascósporas deben ser importantes de cara a la reproducción de los líquenes, pero los liquenólogos no han conseguido demostrarlo de forma satisfactoria. Durante la germinación, la espora debe entrar en contacto con el ficobionte apropiado. En general, las esporas germinan lentamente.

Los peritecios tienen forma de jarrón de cuello estrecho y están total o parcialmente inmersos en el interior de la medula del talo o en sustrato en el cual crece el líquen (fig. 5-12 B). Se abren a través del córtex superior mediante un ostiolo. En el peritecio, el hipotecio está claramente delimitado respecto del resto de la medula y con frecuencia es carbonáceo. Entre los líquenes, los peritecios son menos frecuentes que los apotecios.

Los líquenes producen un cierto número de esporas asexuales. Algunos líquenes presentan picnidios (fig. 5-12 A), con un parecido superficial con los peritecios, pero contienen hifas simples o ramificadas, que forman esporas asexuales (conidios). También se producen conidios en diversas partes de algunos líquenes, pero con frecuencia no se encuentran restringidos a ninguna parte especialmente estructurada. El tamaño y la forma de los conidios es variable y su función es incierta.

Existen aún muchas dudas referentes a la naturaleza de la reproducción de los líquenes. En la mayoría de los géneros, los líquenes parecen reproducirse por simple fragmentación. Cuando están secos, los talos de la mayoría de los líquenes son extraordinariamente frágiles; es muy fácil que, por rotura, se separen pequeños fragmentos, y que éstos sean transportados a un nuevo punto en donde originen un segundo talo. Probablemente, este método tiene importancia en todas las especies, exceptuando las crustáceas, en las cuales no es frecuente que se produzca fragmentación. En muchas formas crustáceas, faltan también estructuras reproductoras sexuales, como los sorredios y los isidios. La mayoría de los líquenes

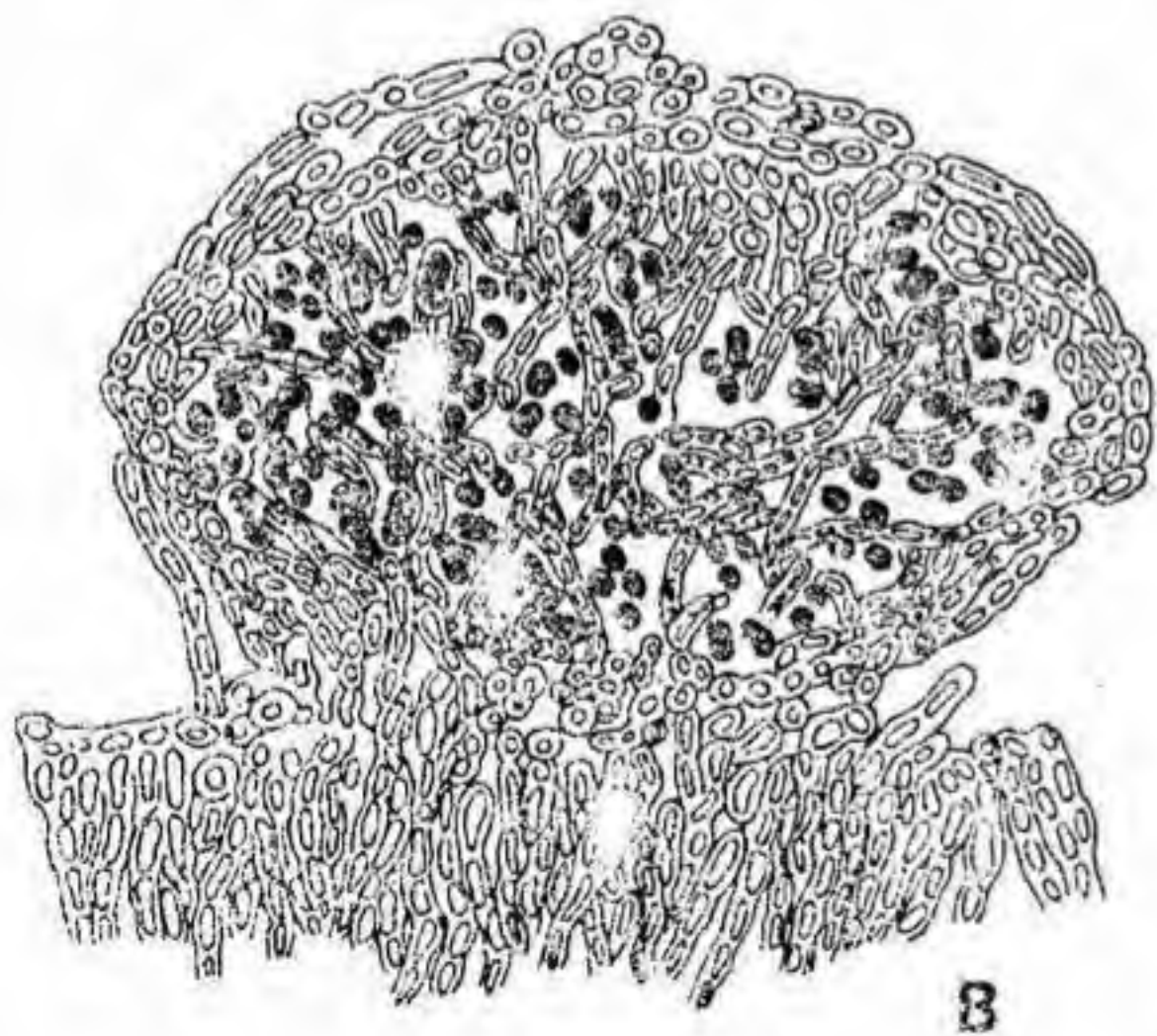
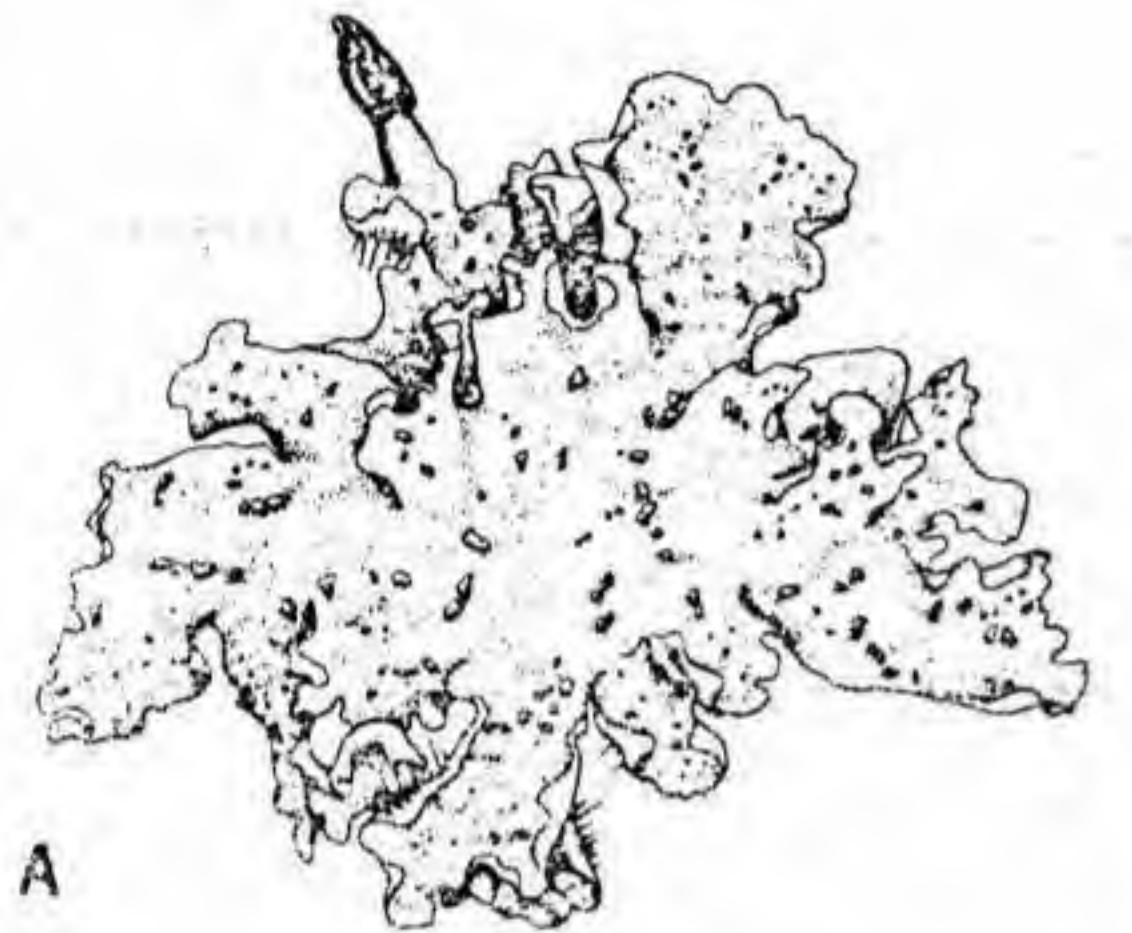


FIGURA 5-9 Cefalodios de *Peltigera aphthosa*: A, aspecto general del talo con cefalodios sobre su superficie superior, X 1,0; B, corte longitudinal de un cefalodio, X 60.

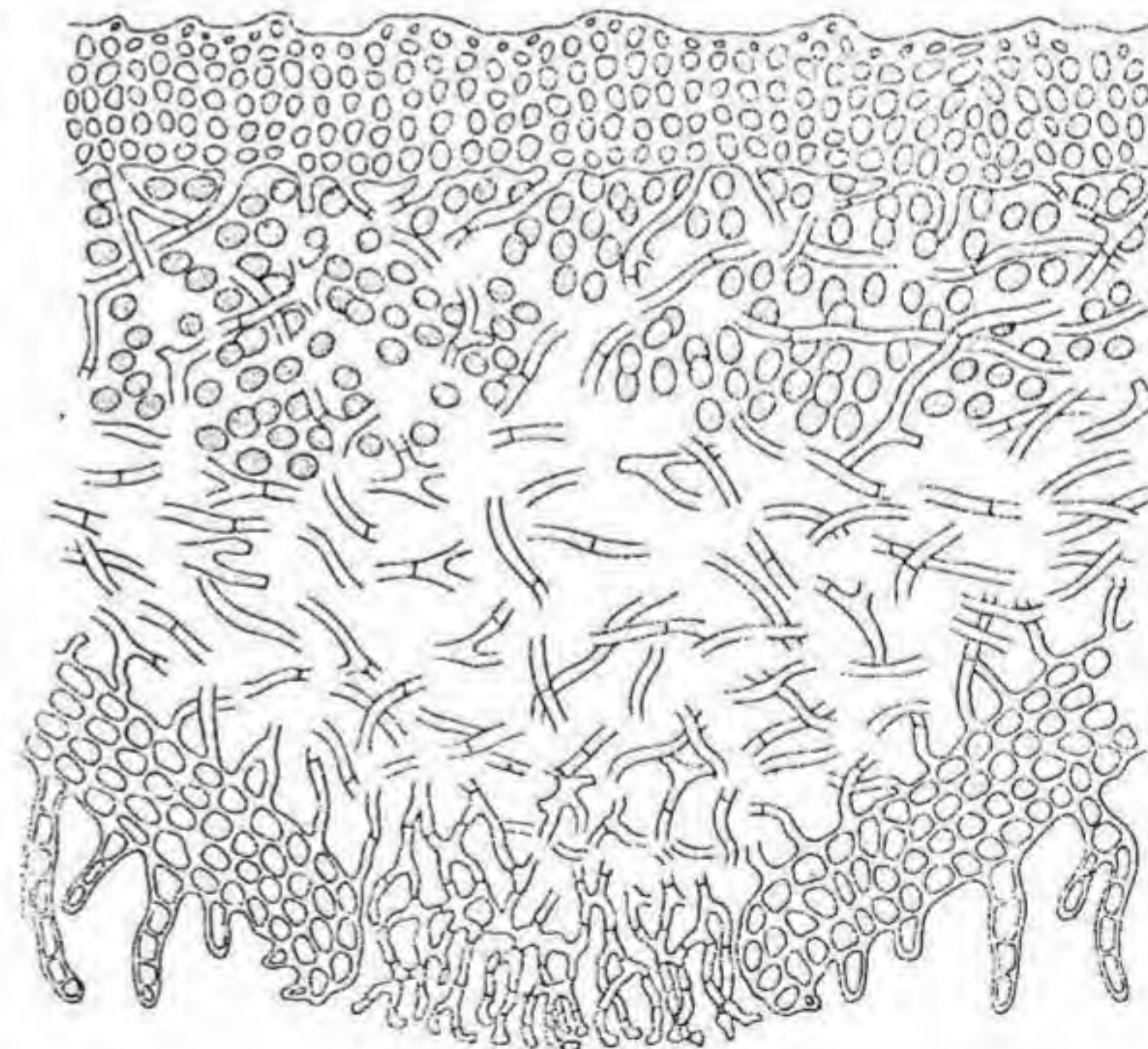
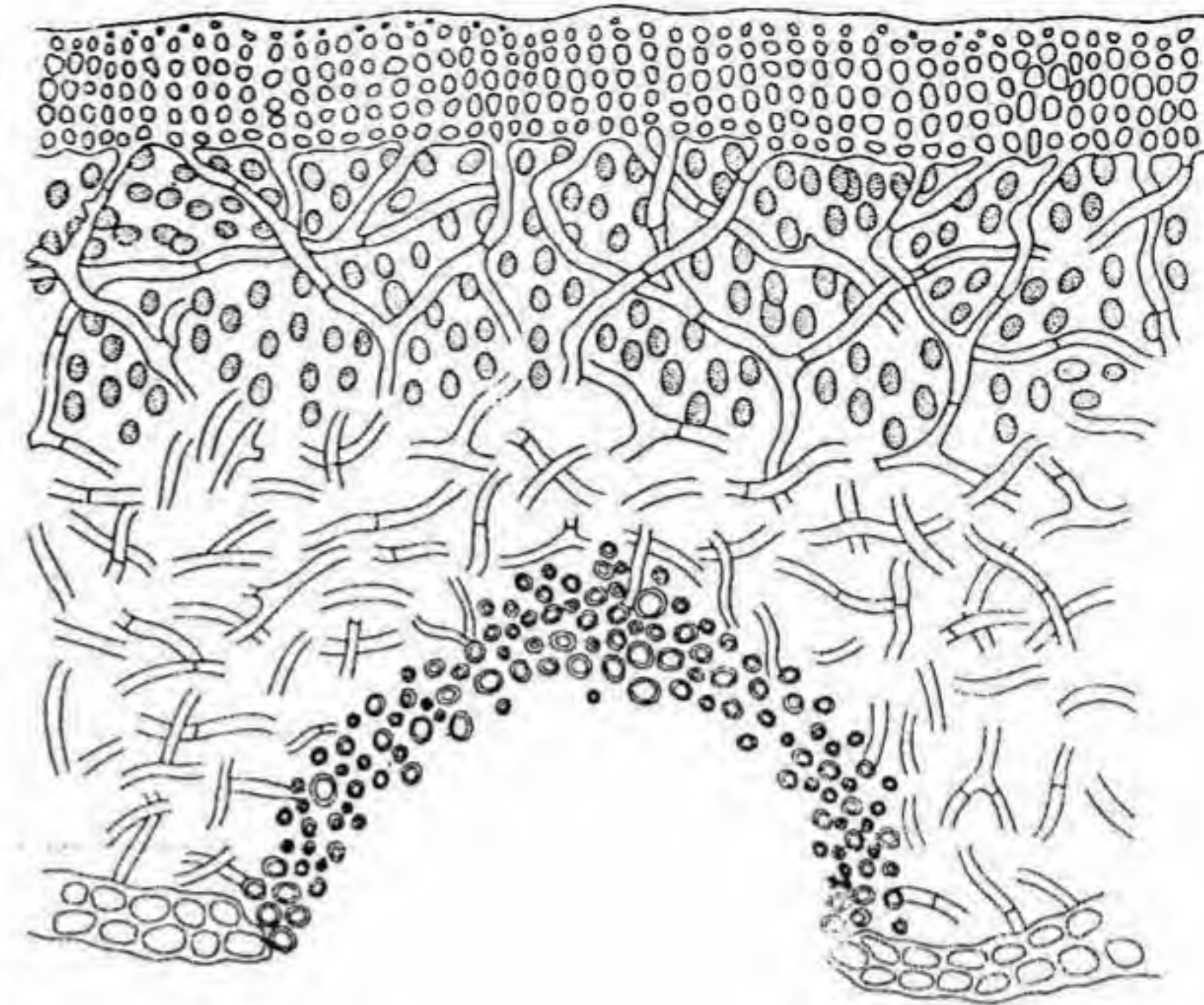


FIGURA 5-10 Cifela y pseudocifela; A, cifela de *Sticta sylvatica*, X 325; B, pseudocifela de *Sticta* sp., X 325. (Según Schneider, modificado.)

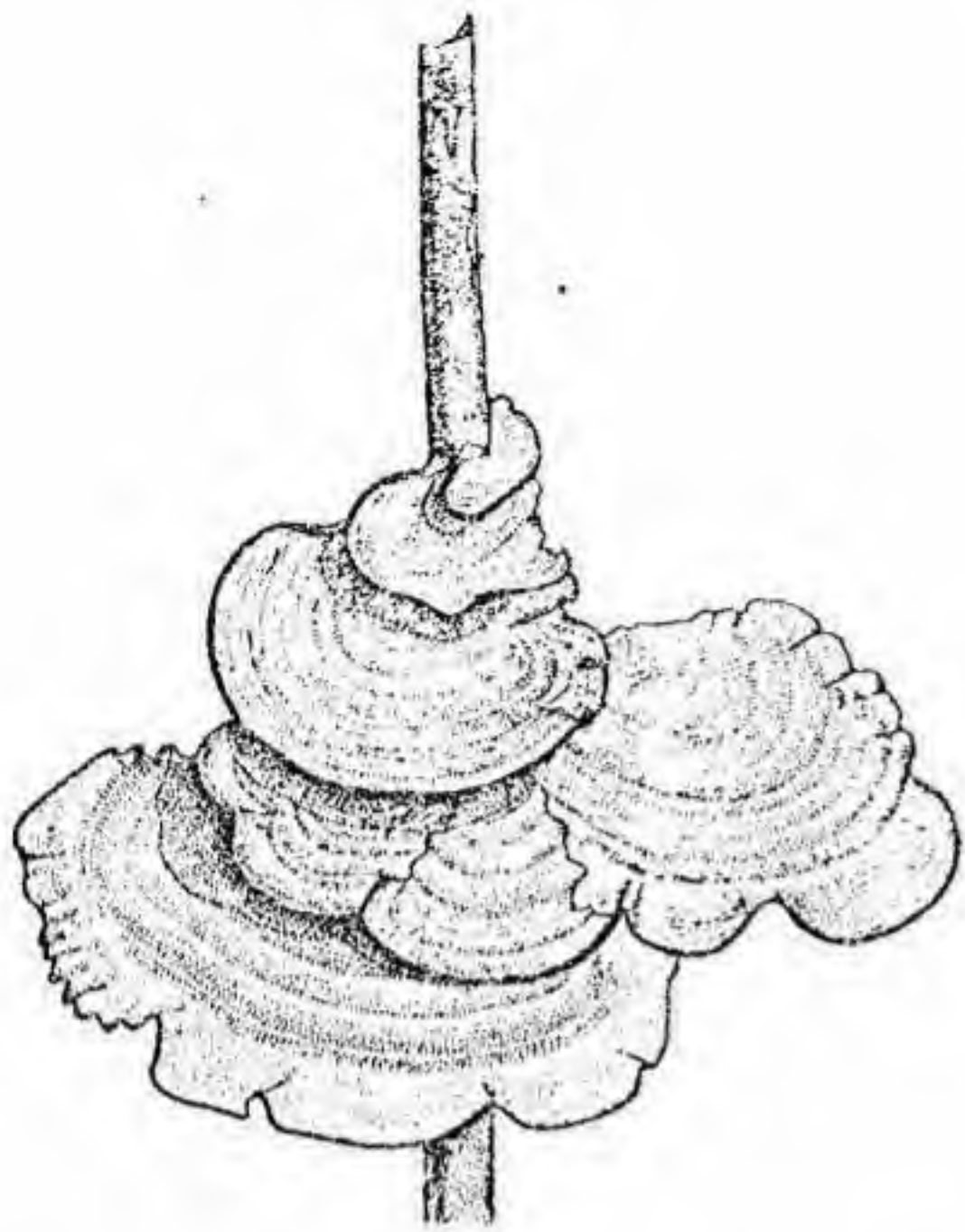


FIGURA 5-11 Aspecto general de un líquen basidiomicete, *Cora pavonia*, x 1.

crustáceos producen ascósporas en abundancia y puesto que muchos de ellos están ampliamente distribuidos, se admite de forma general que la ascóspora es la forma de dispersión de este grupo de líquenes. Sólo recientemente se ha conseguido seguir con éxito el desarrollo del talo del líquen a partir de la espora.

Al quedar libre, la ascóspora de algunos líquenes lleva consigo algunas células del ficobionte. De este modo, se evita exponerse a la reducida probabilidad de un encuentro con el ficobionte. Sin embargo, en la mayoría de los líquenes, la espora fúngica se libera de forma independiente de la del ficobionte.

Puede admitirse que el proceso general de formación de un talo de un líquen a partir de la ascóspora es el que sigue:

1. Se libera la ascóspora, que es arrastrada por el viento y por el agua y llega así a un medio oportuno. Las condiciones adecuadas, intensidad de la luz, humedad y temperatura, varían considerablemente.

2. La ascóspora germina produciendo un conjunto de hifas. Probablemente, la hifa muere si no encuentra ninguna alga adecuada. Si establece contacto con alguna alga adecuada, ésta queda rodeada por las hifas y se desarrolla dentro del nuevo líquen. En esta fase, el líquen parecería un soredio. Si se encuentran algas no adecuadas,

éstas pueden quedar rodeadas por las hifas y ser destruidas. En muchos casos, la germinación de la espora es extremadamente lenta. En algunos géneros, no ha sido posible lograr que germinaran las esporas; además, en otros muchos, el ficobionte no se encuentra nunca en la naturaleza viviendo fuera del líquen.

3. El talo crece y se diferencia.

4. El establecimiento de condiciones de sequedad estimula los procesos de sexualidad y, como último resultado de ellos, aparecen apotecios.

CRECIMIENTO

El crecimiento de la mayoría de los líquenes es muy lento. En algunas formas crustáceas, se da un aumento anual en el sentido del radio de 0,1 a 10 mm. En algunas formas fruticulosas, el crecimiento anual varía de 2 a 4 cm. Los talos crustáceos crecen solamente por el margen; en la mayoría de los líquenes crustáceos, el centro acaba disgregándose y desprendiéndose, mientras el margen continúa creciendo. En los tipos foliáceos, el crecimiento es parecido. En los tipos fruticulosos, el crecimiento es apical e intercalar. En los podocios fruticulosos de algunas especies de *Cladonia*, cada período de crecimiento queda marcado por una nueva serie de ramificaciones; de este modo, es posible estimar la edad aproximada de un talo de *Cladonia* contando el número de series de ramificaciones. Sin embargo, en algunas especies de *Cladonia*, la parte inferior de los podocios se desintegra lentamente, mientras que las partes más jóvenes crecen activamente; en general, esta descomposición basal es muy lenta.

Determinando el crecimiento radial medio de un talo crustáceo y midiendo el diámetro del talo, es posible calcular la edad aproximada del líquen. Se ha estimado que algunos líquenes crustáceos tienen más de 4000 años y se consideran los organismos vivos más antiguos. Sin embargo, en la mayoría de los líquenes, la intensidad del crecimiento es demasiado variable para poder determinar su edad con una precisión suficiente.

FISIOLOGIA

A diferencia de la mayor parte de los hongos, la mayoría de los líquenes son tolerantes frente a la iluminación extrema y a la casi completa desecación. Cuando se les humedece, los

líquenes desecados absorben el agua de forma pasiva, igual que un papel secante. El talo seco puede absorber de 3 a 35 veces su propio peso en agua. La pérdida de agua se realiza por simple evaporación y es rápida, de modo que sólo una pequeña parte de ella puede conservarse para el crecimiento y el metabolismo del líquen.

El material orgánico esencial, del cual depende la vida del hongo, es el producido por el ficobionte. Una parte de él es empleada por el ficobionte y otra parte por el micobionte, pero el equilibrio es, en este aspecto, tan delicado que

ambos componentes pueden sobrevivir. Si este equilibrio se rompe, uno o ambos componentes mueren. Por ejemplo, si se traslada un líquen poco tolerante de la luz a una zona intensamente iluminada, en donde la humedad es abundante, el ficobionte aumenta abundantemente, mientras el micobionte muere. De este modo, la simbiosis que constituye el líquen queda disuelta. El micobionte perece, mientras que el ficobionte continúa viviendo como alga de vida libre.

Los iones minerales llegan al talo con el agua de lluvia y el rocío absorbido por éste. Las

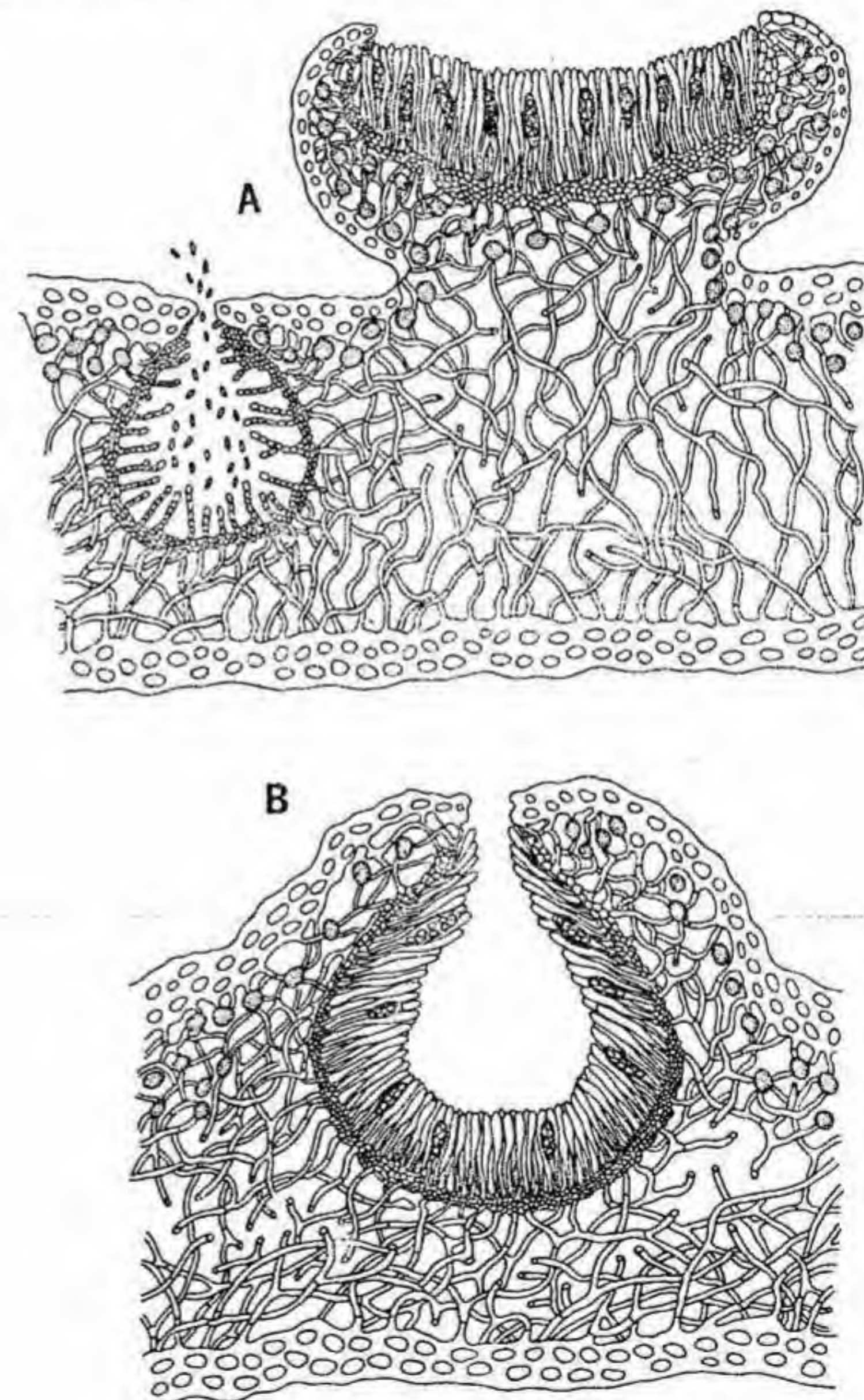


FIGURA 5-12 Apotecio, picnidios y peritecios de los líquenes: A, apotecio de *Lecanora* (derecha) y picnidio (izquierda), x 30; B, peritecio de un líquen no identificado, x 30. (Según Niemburg, con permiso de Gebrüder, Borntraeger.)

formas crustáceas pueden procurarse algunas sustancias minerales disueltas a partir del sustrato. El talo no posee ningún medio para eliminar sustancias minerales; así, si dichas sustancias se acumulan en él en cantidades tóxicas, el talo muere.

Los productos metabólicos del ficobionte son rápidamente absorbidos por el talo del líquen, y se asimilan con mucha lentitud. En consecuencia, se establece una reserva de sustancias nutritivas esenciales en el talo del líquen cuando las condiciones son favorables. Esta reserva puede ser más tarde movilizada tanto por parte del micobionte como del ficobionte. El talo contiene muchas sustancias de origen metabólico, algunas de las cuales tienen utilidad para la determinación de la especie del líquen. Las paredes fúngicas de la mayoría de los líquenes están compuestas, en buena parte, por un almidón propio de los líquenes, la liquenina, que no reacciona con el yodo. En muchos líquenes se encuentra quitina. Ambas sustancias están ausentes del ficobionte. Algunos de los productos orgánicos del líquen (que constituyen del 2 al 5 % del peso seco del talo del líquen) son insolubles en agua; se acumulan en forma de cristales sobre la superficie de las hifas. Muchas de estas sustancias, entre ellas los ácidos liquénicos, resultan ser exclusivas de los líquenes, pero otras han sido encontradas también en hongos no liquenificados.

La presencia y ausencia de un determinado ácido liquénico es útil para distinguir entre diversas especies de líquenes. Sin embargo, en ciertas especies de líquenes existen varias razas, caracterizadas por su composición en ácidos liquénicos. Algunos autores conceden a estas razas la categoría de especies. La identificación de un determinado ácido liquénico es relativamente sencilla. Un fragmento de líquen se tritura y se trata con un disolvente (o con varios). El ácido recristaliza y puede ser identificado de acuerdo con la morfología de los cristales, característica de cada ácido liquénico. Otro método empleado para la determinación de ácidos liquénicos consiste en la aplicación de diversos reactivos que producen reacciones coloreadas características y ponen así de manifiesto la presencia o ausencia de una sustancia liquénica determinada.

SÍNTESIS

En medio nutritivo adecuado, tanto el ficobionte como el micobionte pueden ser cultivados

independientemente el uno del otro. En la mayoría de los casos el ficobionte cultivado prospera y se reproduce sexualmente, pero ello raramente ocurre mientras se encuentra en estado liquenificado. En raros casos forma esporas asexuales. No se ha demostrado que ningún micobionte cultivado produzca esporas sexuales en ausencia del ficobionte.

Los intentos para aislar el ficobionte y el micobionte, cultivarlos por separado y resintetizar después el líquen han obtenido un éxito variable. En raros casos se ha producido un talo anatómicamente parecido al líquen inicial. Todos los trabajos sobre resíntesis completa de un líquen, hasta llegar a la producción de esporas reproductoras de origen sexual, dejan lugar a dudas. Al resintetizar el líquen a partir de sus componentes iniciales, ninguna condición de crecimiento debe favorecer de modo notable a uno de los dos componentes. Si ello ocurre, los componentes potenciales se disociarán y vivirán independientemente. La asociación liquénica exige un crecimiento bien equilibrado. Las características que favorecen un crecimiento rápido del alga no son compatibles con la vida del hongo, mientras que las que favorecen un rápido crecimiento del hongo no son toleradas por el alga. Para que se mantenga la asociación liquénica, las condiciones de crecimiento deben ser pobres para ambos componentes; por ello, el crecimiento es invariablemente lento.

USOS

Se dice que *Letharia vulpina* se emplea en Escandinavia para envenenar lobos, pero la mayoría de los líquenes no son venenosos y pueden ser empleados como alimento en caso de emergencia. Por ejemplo, las tripas de roca (*Umbilicaria*) fueron empleadas por los primeros exploradores del Ártico para reducir los casos de escorbuto. En algunas regiones de Escandinavia se emplea un cierto número de líquenes en la preparación de sopas y de otros alimentos. En general, antes de emplearlos para la alimentación es necesario tratar al líquen para eliminar de él los componentes amargos. Su valor alimenticio, aunque muy bajo, es superior al de un cierto número de desayunos populares.

Un cierto número de animales emplean líquenes para su alimentación. El reno y el caribú son bien conocidos como comedores de líquenes, pero, naturalmente, recurren a los líquenes sólo

si no disponen de algo mejor. Algunos líquenes se recolectan como forraje suplementario de invierno para los renos domesticados. Los extensos pastos de líquenes de los bosques de abedules de Escandinavia y los bosques ricos en líquenes del Canadá subártico son importantes zonas donde se alimentan los renos y los caribús. También un cierto número de invertebrados se alimentan a expensas de ellos.

Los líquenes han sido empleados durante tiempo como fuente de colorantes naturales. El tornasol, tan empleado en química elemental, se obtuvo inicialmente a partir de líquenes. Los colorantes empleados en el tinte de la lana de los tweeds de Harris (escoceses) se extraían de líquenes de la región.

Un cierto número de líquenes tienen importancia en la industria de la perfumería, no solamente por los perfumes agradables que contienen, sino también por su contenido en diversos aceites esenciales.

Los líquenes se han empleado también en medicina. El líquen pulmonado, *Lobaria*, por ejemplo, se empleó, sin fundamento, para tratar las enfermedades del aparato respiratorio. Un cierto número de líquenes poseen sustancias antibióticas, que se emplean de modo limitado para producir preparados comerciales destinados al tratamiento de las heridas externas y de las quemaduras.

Los líquenes constituyen indicadores naturales de la contaminación industrial del aire. Debido al hecho de que no pueden excretar las sustancias que absorben a partir del aire, los líquenes acumulan cantidades importantes de sustancias de desecho industrial. Cuando esta acumulación alcanza un nivel tóxico, el líquen muere. Algunos líquenes son ligeramente más tolerantes que otros frente a las sustancias desprendidas por las industrias. La presencia de líquenes sobre la corteza de los árboles constituye una buena indicación de que no son vertidos a la atmósfera excesivos compuestos de desecho industrial. Podemos estimar el grado de contaminación aérea en las regiones industriales estudiando la población liquénica de distintas estaciones situadas a distancias variables del origen de la contaminación aérea.

EFFECTOS PERJUDICIALES DE LOS LIQUENES

Los líquenes pueden llegar a dañar los árboles muy jóvenes, puesto que las hifas penetran

hasta la región cambial y retardan el crecimiento, pero en los árboles de mayor edad, provistos de una corteza gruesa, su efecto es seguramente muy inferior. Es frecuente que el crecimiento de ciertos líquenes recubra los musgos y los destruya. Se ha observado que algunos líquenes crustáceos llegan a corroer las vidrieras de las catedrales, sobre las cuales se establecen.

LOS LIQUENES Y LA SUCESION VEGETAL

Algunos investigadores atribuyen a los líquenes una cierta importancia en la degradación de las rocas. En efecto, los líquenes crustáceos son las primeras plantas que colonizan las superficies rocosas recientemente expuestas, pero su crecimiento y su acción química de degradación de las rocas son muy lentos. Por ello, no puede considerarse que los líquenes sean muy importantes de cara a la iniciación de la sucesión vegetal. El líquen de los renos (*Cladonia*) exige, según parece, sustancias orgánicas como sustrato fundamental, aunque la primera colonia se extenderá y formará un tapiz poroso sobre el material inorgánico. Debido a que este tipo de cubierta vegetal se seca rápidamente, constituye un sustrato pobre para las otras plantas, que de otro modo colonizarían la superficie del líquen.

DISTRIBUCION

Los líquenes crecen sobre las superficies bien iluminadas de la mayoría de los sustratos. Se les conoce sobre todo procedentes de la superficie de rocas y árboles o como formadores de almohadillas sobre el suelo. La mayoría de las especies de líquenes son fuertemente específicas en lo que se refiere a sus exigencias de sustrato. Así, algunos crecen solamente sobre sustratos pobres en calcio; otros lo hacen exclusivamente sobre sustratos ricos en este elemento. Otros llegan a crecer sobre cualquier sustrato estable, incluyendo muchos sobre los que no se establece ningún otro organismo.

Los líquenes están ampliamente distribuidos. Se les encuentra tanto sobre las rocas de los desiertos como sobre las situadas en altitudes o latitudes extremas, en donde no compiten por el espacio con ningún otro organismo. Por ello, naturalmente, los líquenes constituyen la cubierta viva terrestre más visible existente en la Antártica.

da. Sin embargo, en las tierras próximas al Atlántico, el papel de los líquenes es menos importante que el de los briófitos y de las plantas vasculares. Rockall, un peñasco de granito aislado en el Atlántico, aproximadamente 300 millas al oeste de Escocia, estaría totalmente desnudo si no estuviera colonizado por un líquen crustáceo, *Verrucaria microspora*.

Existe un cierto número de líquenes que se encuentran con mayor frecuencia cerca de las habitaciones humanas (por ejemplo, *Xanthoria parietina*); otros (por ejemplo, *Caloplaca elegans*) se encuentran sobre rocas visitadas con frecuencia por aves carnívoras. Sólo unos pocos líquenes se encuentran cerca del mar, por ejemplo, *Verrucaria maura*, que forma una banda oscura bien delimitada situada exactamente encima del nivel de la marea alta, a lo largo de las costas rocosas

de gran parte del hemisferio norte.

LIQUENES FOSILES

Los líquenes están pobremente representados en el registro fósil; en consecuencia, es imposible basarnos en los fósiles para obtener información acerca de su antigüedad. Se conocen algunos líquenes fósiles englobados en ámbar del Mioceno; entre ellos se encuentran restos identificables de un cierto número de géneros actuales. A la mayoría de éstos, les han sido asignados nombres modernos, pero la naturaleza fragmentaria de los fósiles nos conduce a considerar con cierta duda estas determinaciones. En depósitos recientes de turba y de tobas, se han encontrado también restos de géneros de líquenes actuales.

BIBLIOGRAFIA

- des Abbayes, H., "Traité de Lichénologie". *Encycl. Biol.*, 41. París: Lechevalier (1951).
- Ahmadjian, V., "Lichens". En Lewin, R. A., *Physiology and Biochemistry of Algae*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1962).
- Ahmadjian, V., "The Fungi of Lichens". *Sci. Am.*, 208: 122-132 (1963).
- Beschel, R. E., *Dating Rock Surfaces by Lichen Growth and Its Application to Glaciology and Physiography (Lichenometry)*. En Raasch, G. O. (Ed.), *Geology of the Arctic*, Vol. 2. Toronto: University of Toronto Press (1961).
- Brightman, F. H., "Neglected Plants-Lichens". *New Biol.*, 29: 75-94, Middlesex: Penguin Books Ltd. (1959).
- Fink, B., *The Lichen Flora of the United States*. Ann. Arbor: University of Michigan Press (1935).
- Hale, M. E., *Lichen Handbook: A guide to the Lichens of Eastern North America*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution (1961).
- Lamb, I. M., "The Remarkable Lichens". *Nat. Hist.*, 67: 86-93 (1958).
- Lamb, I. M., "Lichens". *Sci. Am.*, 201: 144-159 (1959).
- Llano, G. A., "Lichens, Their Biological and Economic Significance". *Bot. Rev.*, 10: 1-65 (1944).
- Llano, G. A., "Economic Uses of Lichens". *Ann. Rept. Smithsonian Inst.* (1950): 385-422 (1951).
- Nearing, G. G., *The Lichen Book*. Ridgewood, N. J.: Editado por el autor (1939).
- Smith, A. L., *Lichens*. Cambridge: Cambridge University Press (1921).
- Smith, D. C., "The Biology of Lichen Thalli". *Biol. Rev.*, 37: 537-570 (1962).
- Smith, D. C., "Experimental Studies in Lichen Physiology". *Symposium Soc. Gen. Microbiol.*, 13: 31-50 (1963).
- Weber, W. A., "Environmental Modifications and the Taxonomy of the Crustose Lichens". *Svensk. Bot. Tidsskr.*, 56(2): 293-333 (1962).

6

DIVISIÓN ESQUIZOMICÓFITOS

Los bacterias fueron considerados durante muchos años como una clase independiente, la de los esquizomicetes. Algunos pensaban que esta clase estaba íntimamente relacionada con los hongos verdaderos; otros consideraban a este grupo relacionado más de cerca con las algas azules (cianófitos). Las supuestas relaciones con los hongos se basaban en la común ausencia de características propias de otros grupos vegetales. Por ejemplo, la mayoría de los bacterios y la totalidad de los hongos carecen de clorofila, producen poco almidón o no producen, y sus paredes celulares están casi siempre compuestas por materiales distintos de la celulosa. Las características que se consideraba que relacionaban los cianófitos con los bacterios consisten en la simplicidad de estructura y de reproducción que se encuentra en ambos grupos. Al igual que en las algas azules, la mayoría de los bacterios son unicelulares o bien constituyen colonias débilmente desarrolladas, y en todos los casos la reproducción se realiza principalmente por escisión.

Diversos estudios de la bioquímica y de la ultraestructura de estos grupos han puesto de manifiesto actualmente que los esquizomicófitos y los cianófitos son parecidos y que estas dos divisiones no están relacionadas de cerca con ningún otro grupo de plantas. Las células de ambos grupos carecen de orgánulos limitados por membranas, del tipo de los que se encuentran en todos los demás organismos. No poseen plastidios, ni condriosomas, ni membranas nucleares. Así, las pruebas de que se dispone parecen excluir la posibilidad de una relación íntima entre los hongos verdaderos y los bacterios, pero no entre este último grupo y el de las algas azules.

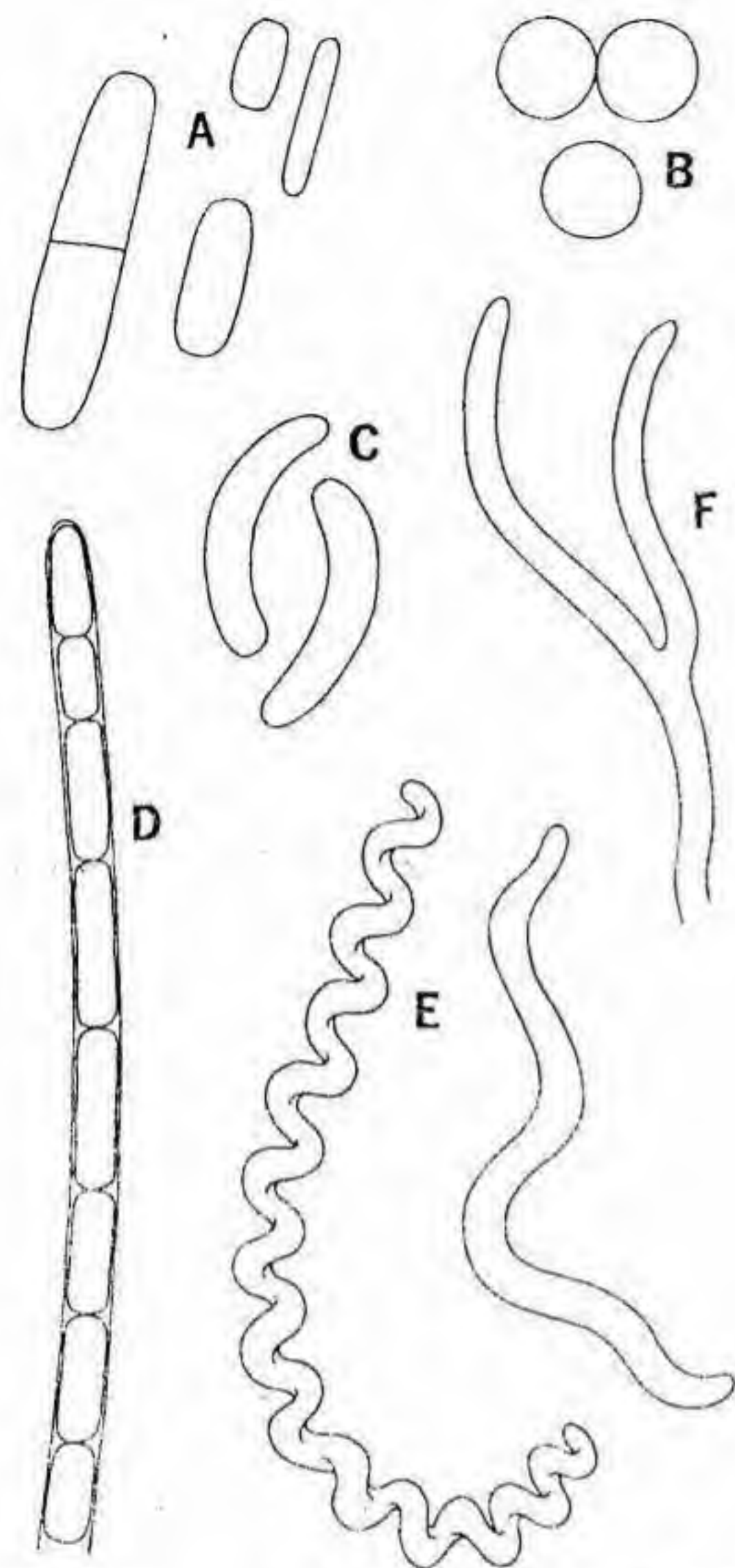


FIGURA 6-1 Formas bacterianas: A, bacilos; B, cocos; C, vibrios; D, filamentosas; E, espirilo; F, filamento cenocítico.

DISTRIBUCION

Los bacterios viven en una gran diversidad de hábitats. La mayor parte de las especies son saprobios heterotróficos y obtienen alimentos orgánicos a partir del medio que los rodea. Estos bacterios son abundantes en el suelo, agua, aguas residuales y en muchos alimentos; son, en gran parte, los responsables de los fenómenos de descomposición. Los parásitos heterotróficos capturan sus alimentos a partir de organismos vivos de muchos tipos. Los bacterios producen exoenzimas, que lisan las proteínas, polisacáridos y otras

moléculas complejas; algunos de los productos de descomposición resultantes son después utilizados como alimentos.

Los bacterios autotróficos habitan principalmente las aguas y el limo. Pueden necesitar solamente anhídrido carbónico, luz y nutrientes inorgánicos si son fotosintéticos. Sin embargo, los bacterios púrpuras atiorrodáceos, que son fotosintetizadores, pueden utilizar una sustancia orgánica como fuente de hidrógeno. Las especies quimiosintéticas sacan la energía de un cierto número de reacciones de oxidación-reducción y normalmente requieren solamente anhídrido carbónico como fuente de carbono. Abundan en los hábitats ricos en los sustratos oxidables necesarios. Así, los bacterios del azufre, que oxidan el sulfuro del hidrógeno, se encuentran en el agua que contiene grandes cantidades de sustancias en descomposición. En este tipo de hábitats, el ácido sulfhídrico necesario se libera en el transcurso de la descomposición de las proteínas por obra de diversos microorganismos. La fotosíntesis bacteriana se realiza solamente en condiciones anaeróbicas, y en este proceso ni se libera ni se consume oxígeno. Por esta causa, y gracias a los amplios límites de absorción de sus pigmentos fotosintéticos (aproximadamente de 4000 a 9000 Å), estos bacterios pueden realizar la fotosíntesis en donde otras plantas no son capaces de hacerlo.

ESTRUCTURA

Como grupo, los bacterios tienen pocas características morfológicas fáciles de apreciar. Esto es especialmente cierto para las formas unicelulares que constituyen la mayor parte del grupo. Quizás las características más notables visibles con el microscopio lumínico sean el tamaño y la forma de las células. Las formas que se encuentran con mayor frecuencia (fig. 6-1) son esferas y bastoncillos rectos o curvados. Los bacterios esféricos se denominan cocos y los bacterios en forma de bastoncillo recto se denominan bacilos. Los bacterios enrollados en hélice se denominan espirilos, y los que presentan forma de bastoncillo muy corto e incurvado se designan con el nombre de vibrios. La forma de la célula es una característica relativamente constante en muchas especies bacterianas. Sin embargo, esta forma puede sufrir ciertas alteraciones a medida que el cultivo envejece o en condiciones de cultivo inusuales.

Las células de *Rhizobium leguminosarum*,

que crecen en el interior de los nódulos radicales de leguminosas, cambian su forma típica de bacilo por una forma en X, en Y o en porra (fig. 6-2). Estas formas peculiares se denominan bacterioides. En las beggiatoales y en otros grupos, las

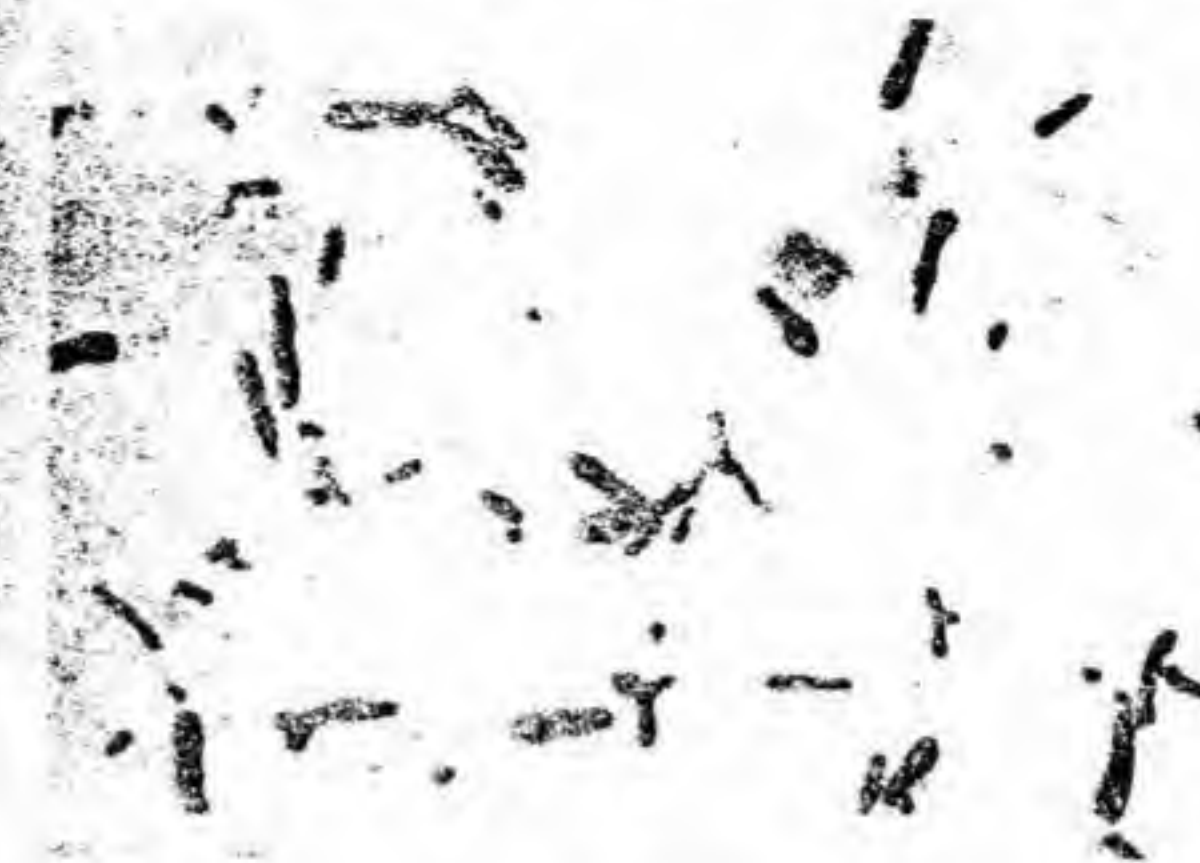


FIGURA 6-2 Bacterioides de *Rhizobium leguminosarum*, X 1300.

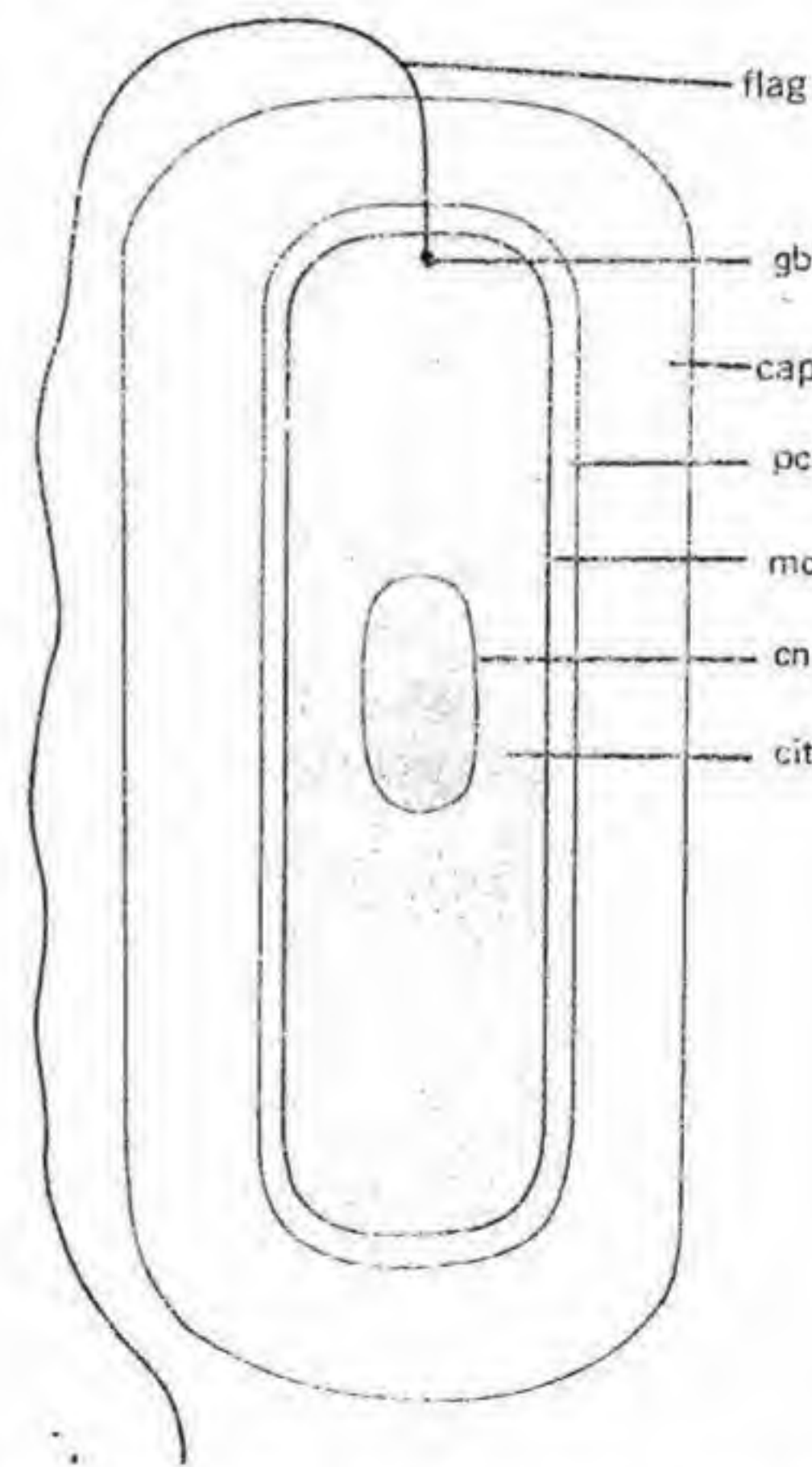


FIGURA 6-3 Estructura de un bacterio (flag, flagelo; gb, gránulo basal; cap, cápsula; pc, pared celular; mc, membrana citoplasmática celular; cit, citoplasma; cn, cuerpo nuclear).

células se agrupan en largos filamentos (fig. 6-1 D). También los actinomicetales producen filamentos, pero éstos son aseptados (fig. 6-1 F). Se parecen a los filamentos e hifas de los hongos verdaderos, pero tienen un diámetro más reducido.

Las células de tipo bacilo de algunas especies pueden medir menos de 0,5 micras de diámetro por 1 micra de longitud; los bacterios más largos tienen unas 500 micras de longitud. En la mayoría de las especies cuyas células son de tipo bacilo, el tamaño oscila entre 1 y 5 micras de longitud y 0,5 y 1 micras de diámetro. Normalmente, los cocos presentan un diámetro de 0,5 a 1 micras.

En el diagrama compuesto de la figura 6-3, correspondiente a una célula baciliforme, podemos ver estructuras que se encuentran en muchas especies bacterianas. En la mayoría de los bacterios, una pared celular rígida rodea al protoplasto. Esta pared, de menos de 100 milimicras de espesor, puede estar formada por una o varias capas. Cuando se estudian con un aumento muy grande (por ejemplo, el microscopio electrónico), las paredes de muchas especies bacterianas aparecen homogéneas. En otras, la pared presenta un dibujo geométrico atribuible a la disposición de las macromoléculas. Una sola especie, *Bacillus megaterium*, posee una pared cuyo dibujo puede ser atribuido a la presencia de microfibrillas. En cambio, las paredes celulares de la mayoría de las algas y de los hongos verdaderos están compuestas por microfibrillas bien individualizadas, visibles al microscopio electrónico.

Pueden obtenerse preparados puros de paredes celulares bacterianas para su análisis químico. Para ello, las células se aplastan o se trituran de diversos modos. Las fracciones de la célula —por ejemplo, paredes celulares y protoplastos— se separan a continuación unas de otras mediante centrifugación diferencial. El análisis de preparados así obtenidos ha puesto de manifiesto que ciertos heteropolímeros denominados mucopéptidos (o mucocomplejos), son las sustancias que confieren a la pared su rigidez. Los mucopéptidos están compuestos de aminoácidos y de moléculas de aminoazúcares. Uno de estos aminoazúcares, el ácido murámico, se encuentra en todas las paredes bacterianas, y posiblemente es privativo de ellas. Se sabe que el ácido diaminopimélico, un aminoácido que se encuentra en los mucopéptidos de algunas especies bacterianas, es un constituyente de la pared exclusivo de los bacterios y de las algas azules. Además de los mucopéptidos,

en las paredes celulares de algunos bacterios se encuentran otros polímeros, proteínas, polisacáridos y lípidos.

Las variaciones más notables de la composición química de diferentes grupos bacterianos son las que distinguen las especies grampositivas de las gramnegativas. La coloración de Gram, ideada al principio para teñir las células bacterianas existentes en los tejidos animales, se ha venido usando desde hace tiempo como ayuda para la identificación bacteriana. En este procedimiento de tinción, los frotis de bacterios se fijan por el calor, se tiñen con cristal violeta y se mordan con una solución de yodo. A continuación, el frotis se trata con un disolvente orgánico (normalmente alcohol etílico). Los bacterios grampositivos conservan el complejo colorante-mordiente; en cambio, el disolvente orgánico elimina rápidamente toda la coloración de las células de los bacterios gramnegativos.

Las paredes de los bacterios grampositivos contienen cantidades relativamente grandes de mucopéptidos y, en algunos casos, otros polímeros denominados ácidos teicoicos. Las paredes celulares de los bacterios gramnegativos son más complejas, formadas por varias capas bien diferenciadas, la más interna de las cuales es un mucopéptido. La pared contiene grandes cantidades de sustancias lipídicas, proteínas y polisacáridos. Durante la tinción de Gram, el disolvente orgánico elimina las sustancias lipídicas existentes en la pared. A resultas de ello, el complejo yodo-colorante es arrastrado por el disolvente. La capa de mucopéptidos mucho más gruesa que poseen los bacterios grampositivos debe constituir, según se cree, una barrera que impide la eliminación del colorante.

La actividad de la penicilina como antibiótico está en parte relacionada con su interferencia frente a la incorporación de ácido murámico a los mucopéptidos. Como puede esperarse conociendo este hecho y la composición de la pared, la penicilina es muy activa contra las especies bacterianas grampositivas, pero no suele serlo contra las especies gramnegativas. Además, puesto que en las células animales no se encuentran mucocomplejos, ello explica la relativa no toxicidad de la penicilina para estas células.

Recubriendo la pared celular puede haber una capa mucosa de espesor variable. Si esta capa posee un espesor relativamente constante y presenta unos límites externos bien definidos, se denomina **cápsula** (fig. 6-4 A, B). En algunas especies, la capa mucosa es muy fina y poco visible

o bien está formada por un material relativamente ligero que se difumina en el medio que lo rodea. Dos de los productores de mucus más espectaculares de este último tipo son *Leuconostoc mesenteroides* y *Acetobacter xylinum*. *L. mesenteroides* suele vivir en disoluciones ricas en azúcares y puede causar dificultades en las refinerías de azúcar. Convierte azúcares sencillos en dextrano, un tipo de polisacárido. Los dextranos

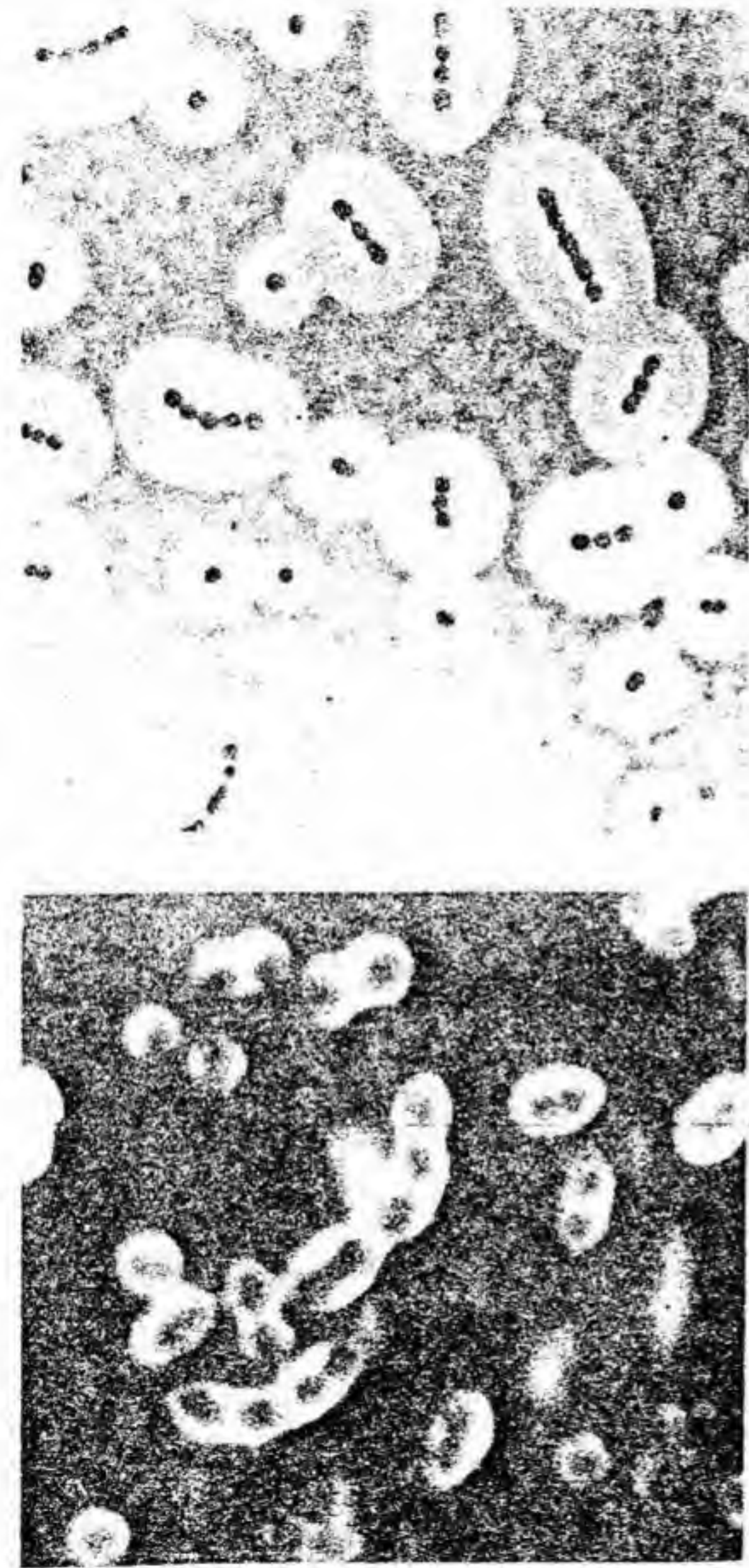


FIGURA 6-4 Microfotografías en las que pueden observarse cápsulas bacterianas: A, montaje en agua con tinta china de un bacterio capsulado; B, *Diplococcus pneumoniae*, x 3500. (A, fotografía cedida por E. Juni, según Taylor y Juni con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

son más viscosos que las disoluciones de azúcar y pueden dificultar o detener la circulación de las disoluciones por las tuberías de la refinería. Esta sustancia mucosa tiene actualmente una cierta importancia medicinal, ya que puede ser empleada como sustitutivo del plasma sanguíneo. La sustancia mucosa producida por *A. xylinum* está formada por pequeñas fibras de celulosa pura, sustancia que raramente se encuentra en los bacterios. Las sustancias mucosas y las cápsulas de la mayoría de los bacterios están constituidas por otros polisacáridos o por complejos de polisacáridos con proteínas, mucinas, etc.

La presencia de una cápsula está relacionada con la patogenicidad de algunas especies de bacterios. Por ejemplo, las células virulentas de *Diplococcus pneumoniae* y de *Bacillus anthracis* son normalmente capsuladas. En cultivo producen colonias lisas y brillantes y se denominan formas S. En los cultivos de formas S pueden encontrarse a veces colonias de aspecto rugoso, las formas R, con células que carecen de cápsula. Las formas R tienen menor capacidad para producir enfermedades, aunque pueden recuperar aquella propiedad por transformación o mutación (véase pág. 129).

En *Diplococcus pneumoniae* y en *Bacillus anthracis*, la presencia o ausencia de cápsula (formas S y formas R) y otras variaciones de la cápsula, como las formas mucoides, están ligadas a características genéticas. Los factores ambientales y nutricionales pueden influir también sobre la formación de cápsulas en éstas y en otras especies de bacterios. Entre estos factores se cuentan los tipos de compuestos glucídicos, fosforados y nitrogenados de que dispone el medio, así como la concentración de anhídrido carbónico. La adición de suero sanguíneo al medio de cultivo estimula en muchas especies la producción de cápsulas; en otras especies, la edad del cultivo constituye un factor importante.

EL PROTOPLASTO

Al igual que en las células de los demás organismos, el protoplasto está rodeado por una membrana citoplasmática. Esta membrana está constituida por proteínas y lípidos, y actúa regulando el paso de sustancias hacia el interior y hacia el exterior de la célula. Se ha dicho también que la membrana puede desempeñar una parte activa en la respiración celular, una idea que se basa en la presencia de un cierto número de enzimas respiratorios en la membrana.

El citoplasma próximo a la periferia del protoplasto, denominado ectoplasma, se tiñe con mucha mayor intensidad que la parte interior de la célula. En la célula bacteriana no se encuentran vacúolos y normalmente el protoplasto tiene un aspecto muy homogéneo. Mediante tinción pueden visualizarse en los bacterios diversos tipos de gránulos, los más comunes de los cuales son los de volutina (cuerpos metacromáticos) y de glucógeno. Los materiales amiláceos, que se encuentran en algunas especies de *Clostridium*, no son frecuentes en otros bacterios. Los cuerpos o glóbulos lipídicos no son raros y pueden ser relativamente grandes. En algunas especies los

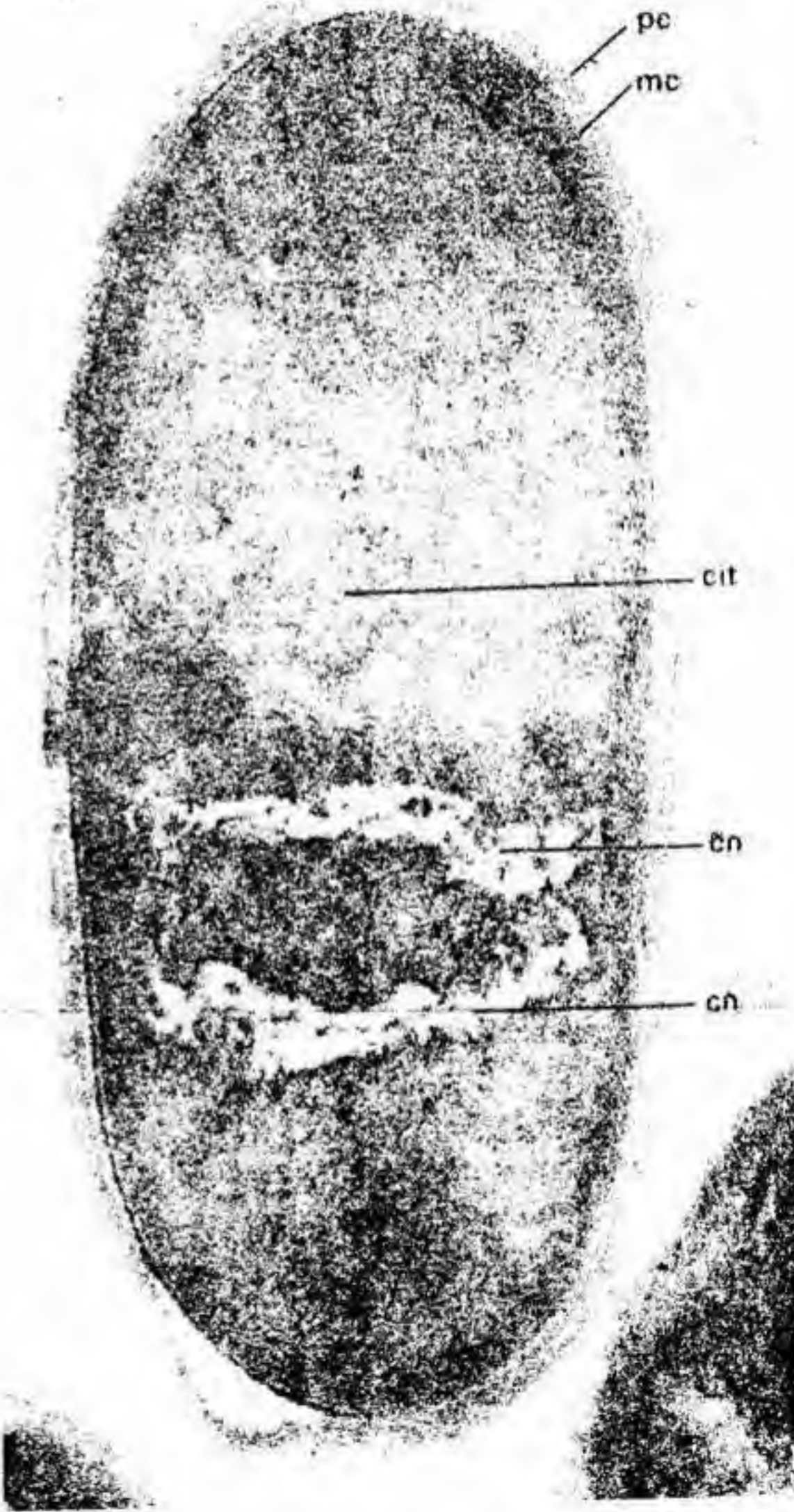


FIGURA 6-5 Microfotografía electrónica de un corte fino de una célula bacteriana (pc, pared celular; mc, membrana celular; cit, citoplasma; cn, cuerpo nuclear), x 50 000. (Según Chapman con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

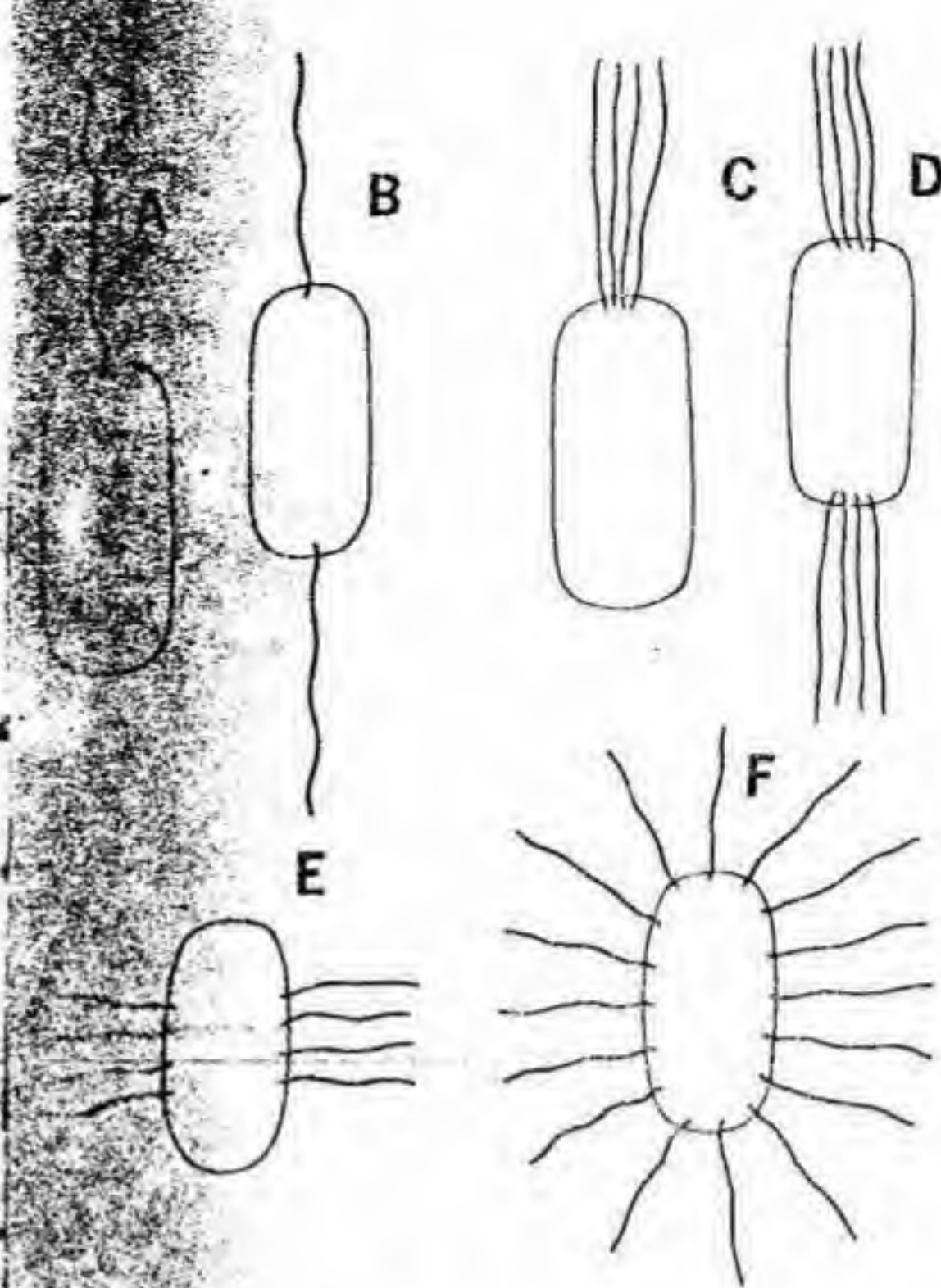
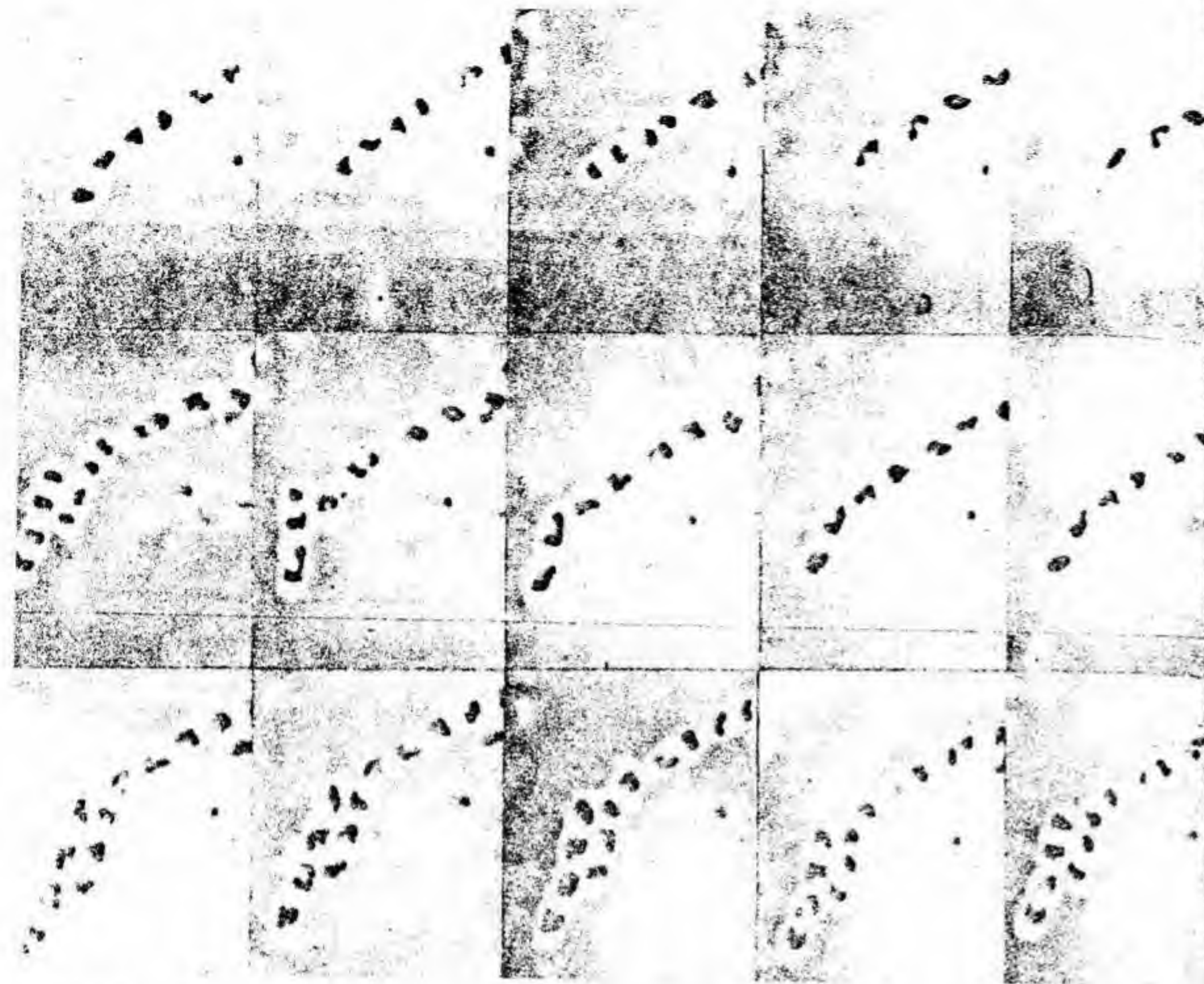


FIG. 6-7. Flagelos de las bacterias: A, monotrí-
cicos; C, D, lofótricos; E, F, perítricos; G,
lofótricos, x2400; H, bacterias perítricas,
x2400.

FIGURA 6-6. División nuclear y crecimiento de un grupo de células vivas de *Escherichia coli*. Serie de fotografías en contraste de fase tomada en el transcurso de 78 minutos, X 1800. (Fotografías cedidas por D. J. Mason, de Mason y Powelson, con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

glóbulos de grasa se mantienen transparentes en las células teñidas, haciendo que la célula presente un dibujo a modo de bandas. En las células bacterianas no se encuentran condriosomas del tipo característico de los demás organismos (fig. 6-5). Probablemente, algunos de los pequeños gránulos existentes en el citoplasma corresponden funcionalmente a los condriosomas.

EL CUERPO NUCLEAR

La estructura nuclear de los bacterios ha sido objeto de muchas discusiones. Hasta hace relativamente poco estaba muy extendida la idea de que la célula bacteriana o bien carecía de núcleo o poseía un "núcleo difuso". A algunos bacteriólogos les parecía que la totalidad de la célula bacteriana era comparable al núcleo de los demás

organismos. Las técnicas citológicas empleadas, como la fijación por el calor y el uso de colorantes nucleares distintos de los específicos del DNA, eran los responsables de una parte de estas confusiones. En la actualidad, se sabe que las células bacterianas poseen uno o más cuerpos nucleares (fig. 6-6). Aunque la mayoría de las células sólo tienen uno, pueden haber varios cuando la división nuclear se realiza con mayor rapidez que la división celular.

La estructura de los cuerpos nucleares de los bacterios es algo más sencilla que la de los núcleos de los demás organismos. Carecen de membrana nuclear, de nucléolos y de la organización en cromosomas propia de los núcleos. En las preparaciones teñidas, su forma es bastante variable y aparece globuloso, en forma de halterio o helicoidal. Los más frecuentes son los globulosos u ovalados; la forma de halterio es característica

de los cuerpos nucleares en fase de división, y las formas helicoidales se encuentran en las endósporas de algunas especies.

Estudios recientes sobre el cuerpo nuclear, con el empleo del microscopio electrónico y de preparados sometidos a una lisis cuidadosa, han demostrado que está constituido por un filamento continuo de DNA. Este filamento está incluido en una matriz que parece ser distinta del citoplasma de la célula.

Aunque en los bacterios no se conoce la existencia de verdaderos cromosomas (es decir, del tipo que se encuentran en los organismos superiores), el filamento continuo de DNA puede considerarse como una estructura análoga; en él se ubican las unidades hereditarias o genes, y por ello es funcionalmente parecido a un cromosoma. Al igual que el núcleo de los demás organismos, la división del cuerpo nuclear bacteriano puede en cierta manera asegurar la distribución equitativa del material genético entre las células hijas.

LOS FLAGELOS

Muchas especies bacterianas presentan diversos tipos de movimiento de natación o de deslizamiento. En la mayoría de los tipos nadadores, la movilidad se debe a la presencia de flagelos (fig. 6-7 A-H). Los flagelos pueden encontrarse aislados o en grupos y están implantados de diverso modo sobre las células. En algunos casos se encuentra un solo flagelo en un extremo de la célula (especies monotrícas); en otras hay un flagelo en cada polo de la célula (especies anfítricas). En las especies lofótricas se encuentra un penacho polar de flagelos en uno o en ambos extremos de la célula, y las formas perítricas presentan dichos flagelos sobre toda su superficie.

El extremo de cada flagelo está incluido en el citoplasma y está rematado por un pequeño gránulo. La función de este gránulo corresponde probablemente a la del gránulo basal o blefaroplasto de otros organismos. También la estructura de estos flagelos es más sencilla que la de otras células flageladas, y normalmente está integrada por un solo filamento, en lugar del grupo de nueve más dos filamentos típicos de los demás grupos. Dicho filamento tiene un diámetro de unas 12 milimicras y su longitud varía según la especie por su pequeño diámetro, los flagelos bacterianos sólo se ven al microscopio lumínico previo mordentado y tinción, lo que aumenta su diámetro aparente y hace opaca la estructura.

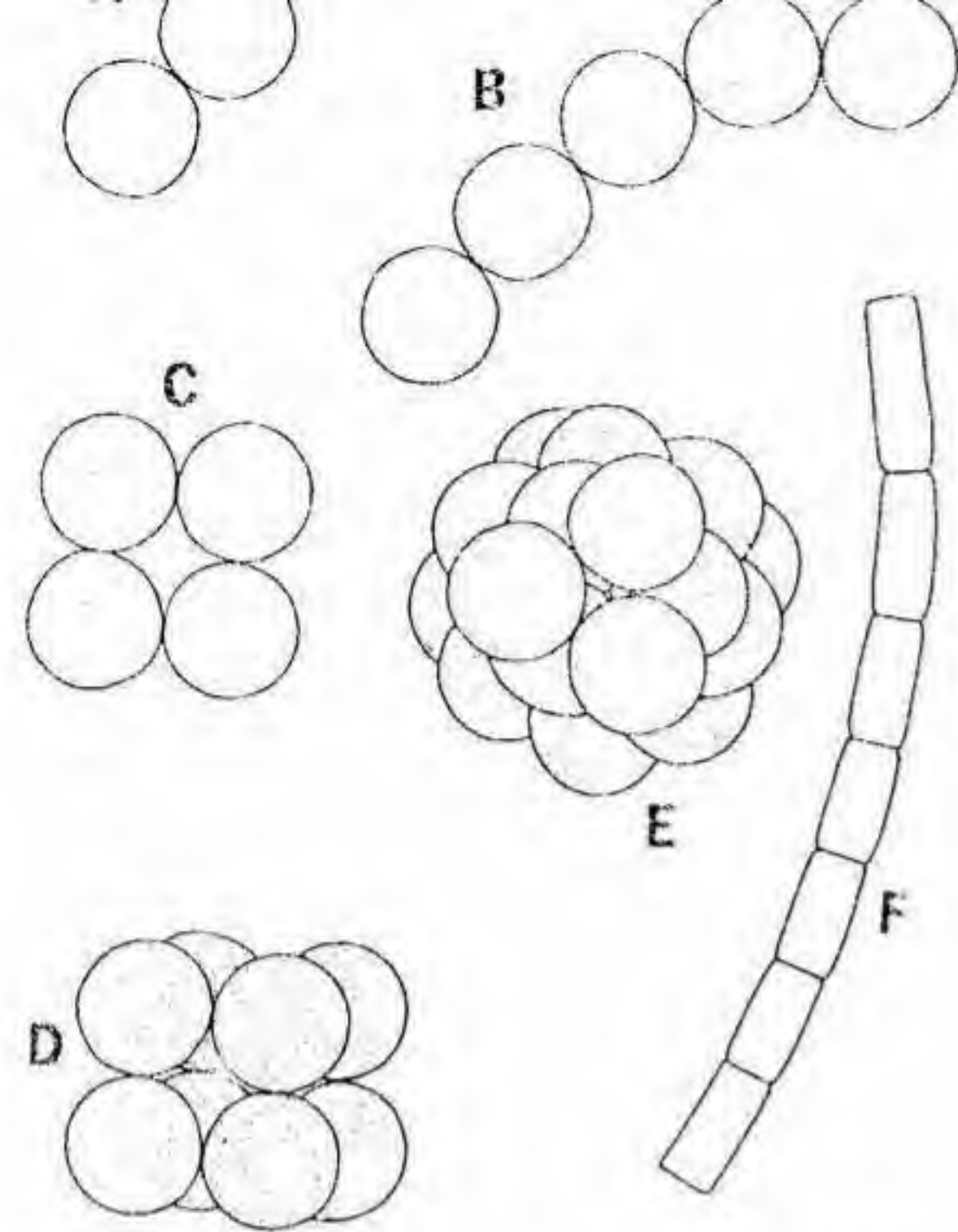


FIGURA 6-8 Agregados de células: A, pares o diplococos; B, cadenas (estreptococos); C, placa o tetrada; D, cubos (sarcina); E, agregados (estafilococos); F, cadena de células baciliformes.

COLONIAS

Los cocos presentan con frecuencia agregados laxos de células, que pueden corresponder a las colonias que encontramos en algunos grupos de algas. Estos agregados presentan formas relativamente constantes y son característicos dentro de cada especie (fig. 6-8 A-F). Cuando la división de los cocos se realiza sobre un mismo plano, las células pueden quedar reunidas a pares o en cadenas. Dichas parejas (diplococos) se encuentran en el género *Diplococcus*, y las cadenas (estreptococos) son características del género *Streptococcus*. En otros cocos, la división según dos o tres planos perpendiculares provoca la formación de tétradas o de empaquetamientos de células. El género *Staphylococcus* está caracterizado por los grupos de células arracimadas, que se dividen en muchos planos distintos. En las células en forma de bastoncitos, la división celular se produce solamente según un plano transversal. Así, en algunos tipos de bacterias en forma de bacilo es típica la formación de cadenas o filamentos.

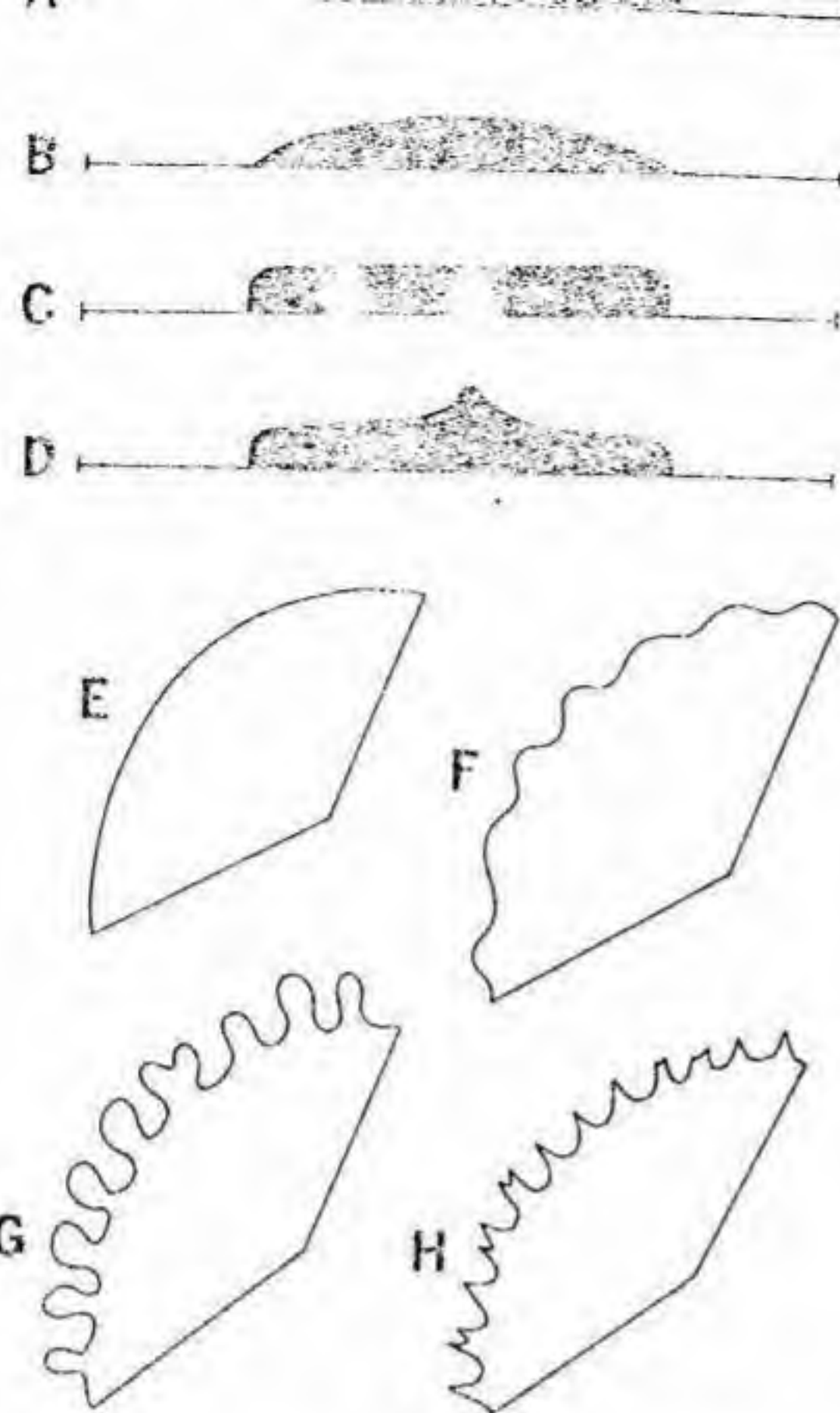


FIGURA 6-9 Forma de la colonia. A-D, perfiles: A, plana; B, convexa; C, elevada; D, umbonada. E-H, márgenes: E, entero; F, ondulado; G, lobulado; H, eroso o fimbriado.

El aspecto de las masas o colonias de células bacterianas cultivadas en medios sólidos tiene un cierto interés para la caracterización de los taxones de los esquizomicetes. En la figura 6-9 pueden verse distintos tipos de formas de colonias. El color que presenta la colonia y la naturaleza de los pigmentos que pueda producir varía de una especie a otra. En algunas, los pigmentos son hidrosolubles y pasan por difusión al medio de cultivo. En otras, son insolubles en el agua y permanecen dentro de las células.

ENDOSPORAS Y QUISTES

Muchos bacilos producen endósporas o, con menor frecuencia, quistes. La endóspora es una estructura resistente, de membrana espesa, que se forma en el interior de la pared celular de la

célula madre. Durante la formación de la endóspora, la primera fase observable corresponde a la aparición en el interior del citoplasma de una región clara, la preespora. Este primordio queda pronto rodeado por una pared refringente, que lo separa del resto del citoplasma (fig. 6-10 A-E). Se cree que el contenido hídrico de la espora es extremadamente bajo y que la composición química de la pared de la espora es muy distinta de la que posee la célula vegetativa. En último término, los restos de la célula madre se desintegran, dejando libre la endóspora.

Se han citado una serie de cambios citológicos que en algunos bacterios se realizan previamente a la formación de endósporas. Las células contienen dos corpúsculos nucleares desde antes de la aparición de la preespora. Se cree que estos cuerpos fusionan entre sí, formando una sola estructura en forma de bastoncito que acaba separándose en varias partes más pequeñas. Una de estas partes se desplaza hasta la región que será ocupada por la preespora; a continuación, queda separada del resto de la célula por la aparición de una fina membrana transversal. La membrana transversal puede verse solamente con el empleo de cortes ultrafinos examinados al microscopio electrónico.

Las endósporas pueden ser esféricas, elipsoidales u ovaladas; ocupan una posición terminal, subterminal o central dentro de la célula madre, según la especie. En unas especies de *Clostridium*, las endósporas son más anchas que las células vegetativas, mientras que en el género *Bacillus* tienen un diámetro inferior.

La endóspora es extremadamente resistente al calor, sustancias químicas, desecación y otras condiciones desfavorables. En el caso de algunas especies se ha citado que resisten la ebullición durante varias horas y soportan la acción de sustancias químicas que matarían rápidamente las células vegetativas. Pueden conservar su viabilidad durante más de 50 años.

Se afirma algunas veces que las endósporas se producen como respuesta frente a condiciones desfavorables del medio; sin embargo, faltan pruebas experimentales que lo apoyen. Las condiciones que provocan la formación de endósporas parecen ser distintas según las especies; en algunas especies se forman normalmente en condiciones que parecen ser ideales para el crecimiento. El tipo de medio de cultivo y los distintos factores del ambiente han revelado tener influencia sobre la producción de endósporas.

Cuando una endóspora germina (fig. 6-11),

origina una sola célula vegetativa. Por ello, la formación de endósporas no tiene ninguna relación con el aumento o disminución en el número de los individuos.

En el género *Azotobacter* y en las mixobacteriales, las células forman quistes. Durante la formación de un quiste, la totalidad de la célula bacteriana se redondea y se rodea de una membrana espesa. Al igual que las endósporas, estas estructuras de resistencia acaban originando una sola célula vegetativa.

REPRODUCCION ASEXUAL

En la mayoría de los bacterios, la reproducción se realiza por simple escisión binaria (fig. 6-12 A-D). En primer lugar, el cuerpo nuclear se divide; a continuación, se desarrolla una pared, por invaginación centripeta, que divide el protoplasto. Esta pared transversal (septo) se escinde en el momento de separarse las dos células de reciente formación. En algunas especies, antes de la aparición de la pared transversal se forma un delicado septo membranoso. Sin embargo, no se sabe todavía si esto ocurre en todos los bacterios. En la división celular, el crecimiento de las paredes transversales hacia el interior no siempre llega a completarse, es decir, en algunas formas filamentosas queda un pequeño poro en el centro de la pared transversal.

En condiciones ideales, la división celular puede producirse en algunas especies con una frecuencia de hasta una vez cada 20 minutos. En estas condiciones, el aumento del número de individuos alcanzaría teóricamente, la producción de enormes masas de células bacterianas. Afortunadamente, diversos factores naturales impiden un aumento del número de células bacterianas como el que sería previsible. En la naturaleza, la competencia con otros organismos, el agotamiento de las sustancias nutritivas, la acumulación de subproductos procedentes de la respiración y los cambios en el grado de humedad y en la temperatura ayudan a regular las intensidades de crecimiento de los bacterios.

Además de la escisión, o en su lugar, la reproducción puede realizarse por gemación (hifomicetales, actinomicetales) o con la ayuda de esporangiósporas, de conidios o de simple fragmentación (actinomicetales). Las esporangiósporas de los actinomicetes son planósporas flageladas. *Rhizobium* (eubacteriales) y algunas

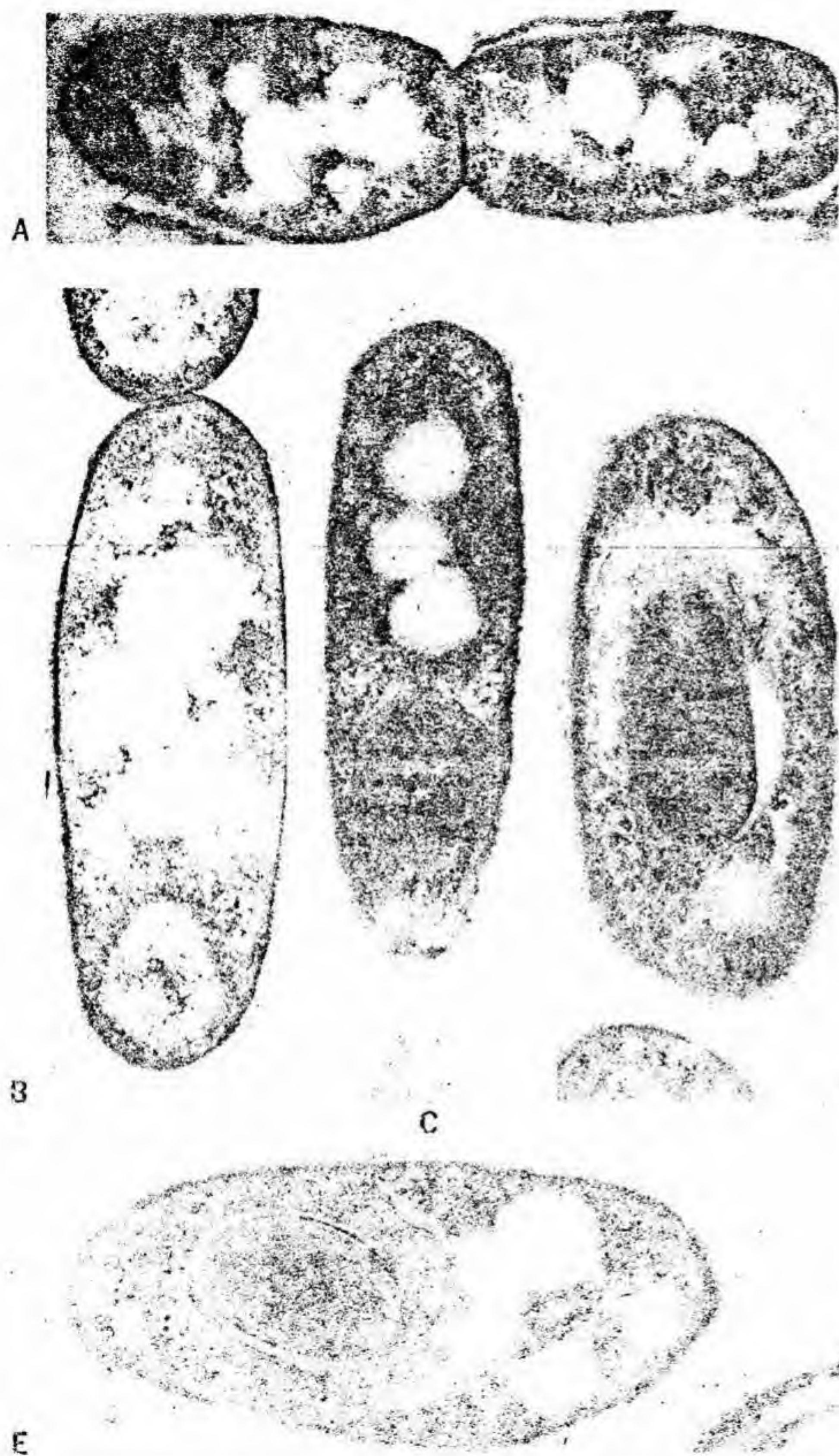
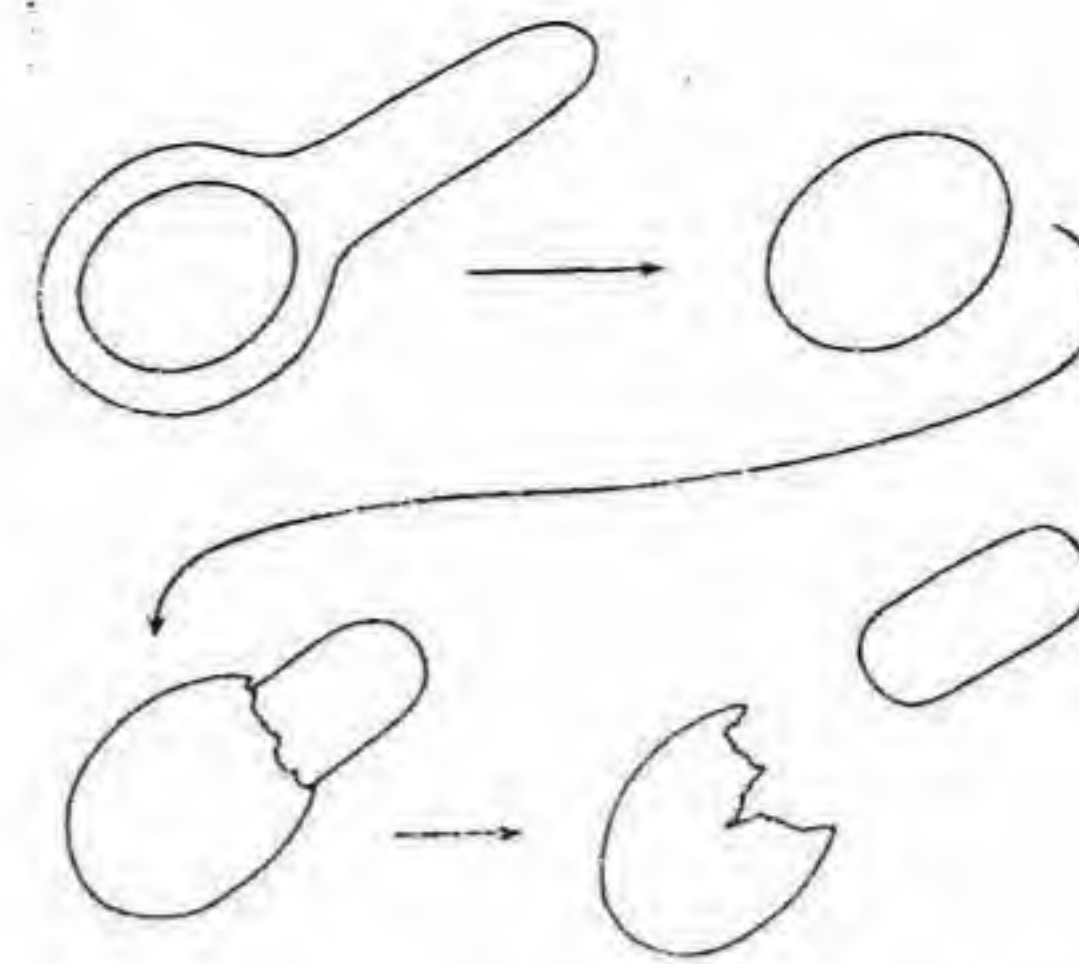
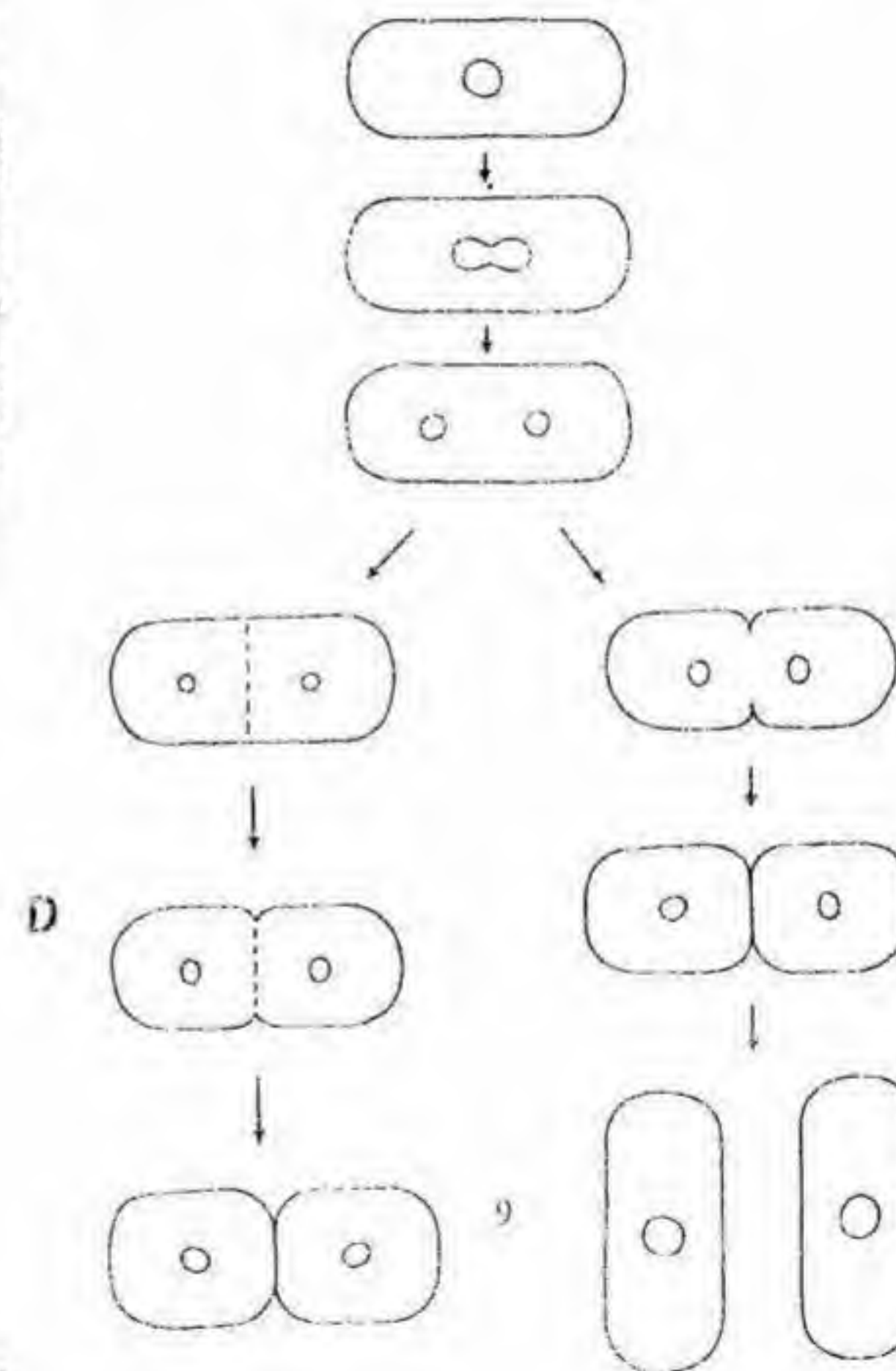


FIGURA 6-10 A-E, formación de endósporas en *Bacillus cereus*: A, X 29 000; B-E, X 38 600. (Según Chapman, con permiso de *Journal of Bacteriology*.)



GURA 6-11 Germinación de la endóspora después de ser liberada por la célula madre.



GURA 6-12 Escisión binaria. Arriba, división del cuerpo nuclear. Abajo, izquierda, división mediante deposición de un septo delgado (línea de puntos); derecha, visible segundo tipo de división mediante constricción (mancha).

clamidobacteriales producen células reproductoras móviles. Estos métodos de reproducción se estudian dentro de los apartados dedicados a los órdenes en los cuales son característicos.

REPRODUCCION SEXUAL

En los esquizomicófitos no se encuentra reproducción sexual del tipo de la conocida en otros grupos de plantas. Sin embargo, se producen diversos tipos de fenómenos cuyos resultados finales son parecidos a los de la reproducción sexual; se caracterizan por una transferencia unidireccional de material genético más que por una singamia y meiosis. Para designar estos fenómenos, tres de los cuales se estudian a continuación, se ha propuesto el término *meromixis*.

CONJUGACION

La conjugación puede establecerse entre células donantes y receptoras de *Escherichia coli*. Por analogía, estas células haploides pueden considerarse comparables con la masculina y femenina, respectivamente. Durante la conjugación, se forma un fino puente entre la célula donante y la receptora (fig. 6-13), hacia la cual se desplaza el material genético. Puede demostrarse que la cantidad de este material transferida depende del período de tiempo durante el cual se mantiene el puente. Lo característico es que sea sólo una parte del material genético del donante la que pase al receptor. Después de la conjugación, la célula receptora posee los genes correspondientes a un cierto número de caracteres en forma duplicada. La célula receptora puede considerarse como parcialmente diploide, pero las generaciones que derivan de ella son completamente haploides y con frecuencia exhiben caracteres tanto del donante como del receptor.

TRANSFORMACION

En la transformación (fig. 6-14), el ácido desoxirribonucleico (DNA) procedente de células donantes provoca cambios heredables en las células receptoras. El DNA, liberado a partir de células bacterianas muertas, tiene ya acción genética desde concentraciones muy bajas. En el laboratorio, se emplean extractos de DNA puros en experimentos sobre la transformación. Lo típico

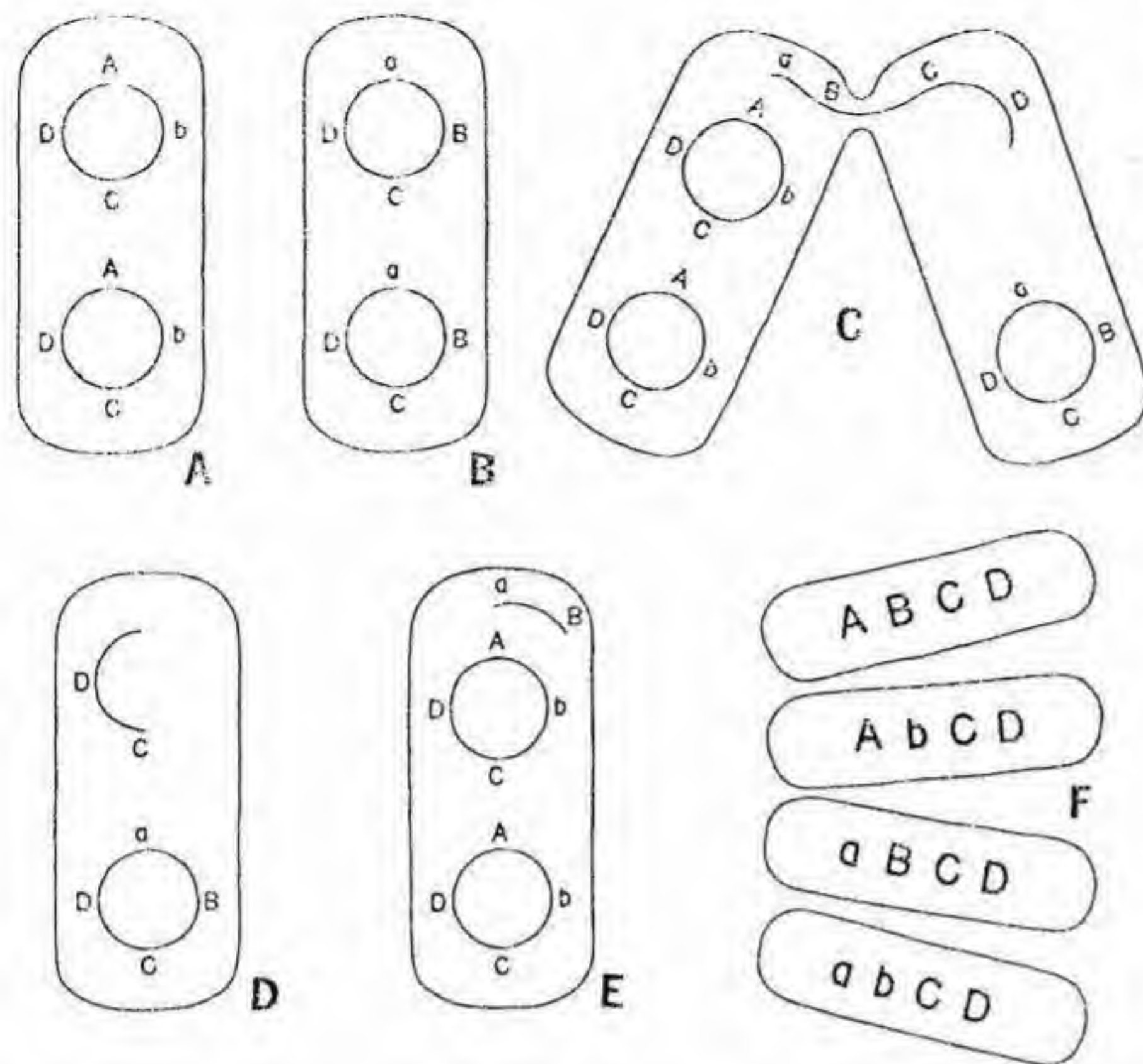


FIGURA 6-13 Conjugación bacteriana: A, B, células receptor y donante, cada una de ellas con dos cuerpos nucleares; C, transferencia de material genético desde la célula donante a la receptora; D, E, células después de la conjugación; F, tipos posibles de descendientes de la célula receptora E.

es que durante la transformación se trasmite un carácter, aunque de este modo pueden adquirirse más de uno de modo independiente.

TRANSDUCCION

La transducción (fig. 6-15) se realiza con la intervención de virus del tipo de los bacteriófagos, o simplemente "fagos". Las partículas del fago que infectan un donante pueden llevarse consigo una parte de su material genético, el cual puede ser transferido a una segunda célula, el receptor, al ser infectado por esta misma partícula vital. Se ha descrito la realización de transferencias simultáneas de varios caracteres realizadas según esta vía pero, en la mayoría de los casos, lo típico es que se transmite un solo carácter. Los cambios introducidos por la transducción son heredados por los descendientes de la célula receptora.

CLASIFICACION E IDENTIFICACION

A causa de la simplicidad de la estructura de los bacterios, se hace necesario el empleo de características no morfológicas para su identificación y clasificación. Las especies parásitas pueden identificarse, en parte, a través de sus reacciones serológicas, por la identidad del hospedante y, en algunos casos, por los síntomas producidos. Entre las especies, tanto parásitas como saprofitas, la capacidad para utilizar sustratos específicos y las exigencias especiales, como las necesidades en vitaminas o en aminoácidos, pueden ser caracteres valiosos para la identificación. Los productos finales producidos por su respiración (por ejemplo, gases, ácidos) ayudan a caracterizar algunas especies; también son importantes la temperatura, pH y las necesidades de oxígeno; asimismo, la coloración de Gram y otros procedimientos de tinción parecidos prestan ayuda a la identificación de los

bacterios. Estas características no morfológicas sirven para la identificación de las especies bacterianas, pero es incierto su valor para establecer las relaciones dentro del grupo.

El sistema de clasificación que adoptamos aquí está tomado del *Manual de Bacteriología Determinativa* de Bergey. Incluye todos los bacterios en una sola clase, la de los esquizomicetes, dividida en diez órdenes. Se establece una segunda clase, la de los microtatóbios, que comprende los órdenes rickettsiales, micoplasmatales y virales.

ORDEN EUBACTERIALES. Las eubacteriales y las pseudomonadales se denominan con frecuencia "bacterios verdaderos" o eubacterios. En algunos sistemas de clasificación, estos dos órdenes se incluyen en uno solo, el de las eubacteriales, que comprende la mayoría de los bacterios de importancia económica, como las especies patógenas, las que se emplean en los procesos industriales y los bacterios fijadores de nitrógeno. La mayoría de los datos que hemos visto referentes a la estructura y reproducción en los bacterios están basados en estudios sobre estos grupos. Así centraremos básicamente lo que sigue sobre las actividades de ciertas especies.

En la clasificación de Bergey, las eubacteriales y pseudomonadales se mantienen como órdenes separados. Los eubacterios son los cocos o bacilos, las formas móviles provistas de flagelos peritricos. Los pseudomonadales son principalmente vibrios, espirilos o bacilos y las formas móviles poseen generalmente flagelos polares. En ambos grupos, la mayoría de las especies son heterotróficas pero unos pocos pseudomonadales son autotróficos. Se conocen algunas reacciones de tinción que ayudan a distinguir los pseudomonadales de las eubacteriales.

Muchos eubacterios abundan en el suelo, agua, aguas residuales, sustancias de origen vegetal o animal en descomposición, así como en alimentos y en la atmósfera. Otros viven como parásitos en el cuerpo de animales o plantas. Este grupo tiene una importancia económica considerable, debido a su acción beneficiosa o a su acción dañina.

En diversas familias de eubacteriales existen especies capaces de fijar nitrógeno libre (atmosférico). Las especies más importantes de este tipo se encuentran en los géneros *Azotobacter*, *Rhizobium* y *Clostridium*. Las especies de *Azotobacter* y de *Clostridium* son organismos de vida libre frecuentes en el suelo. Las especies de *Azotobac-*

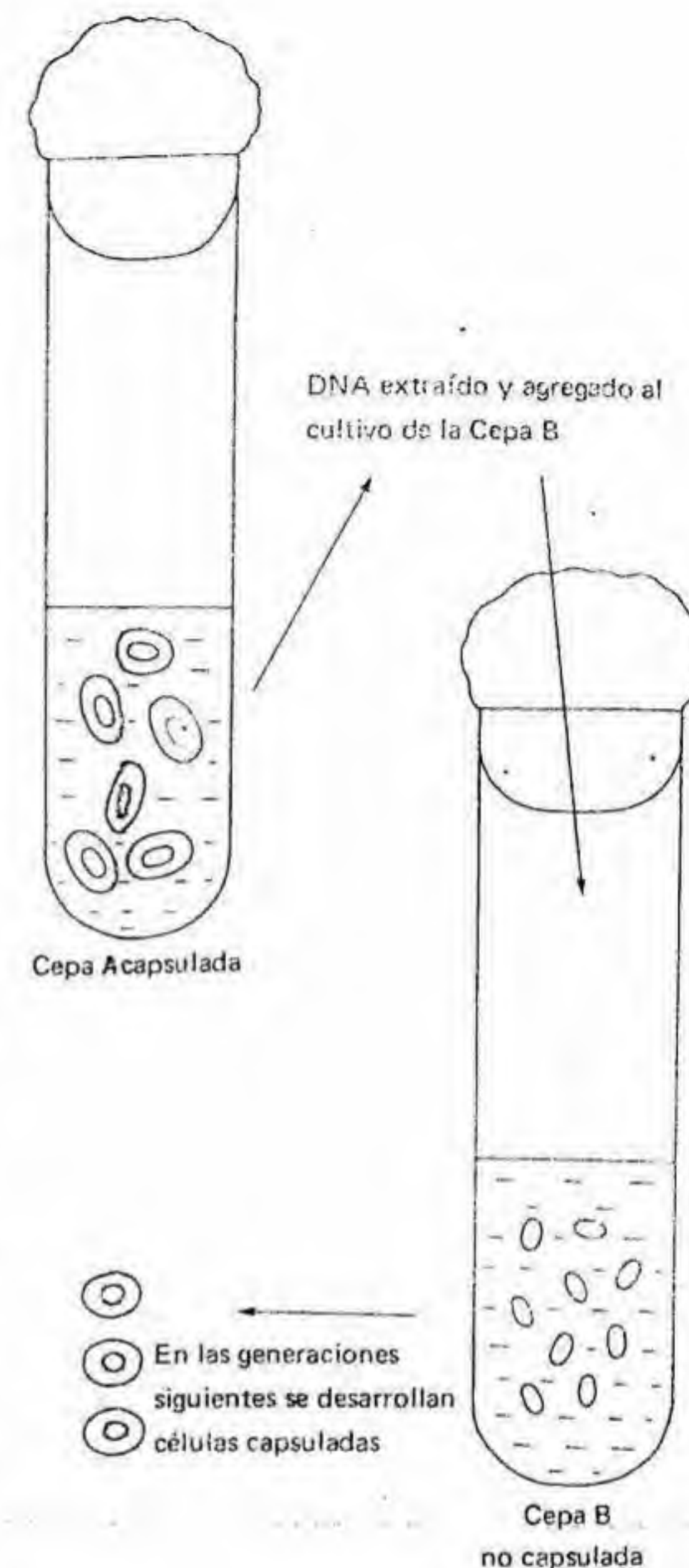


FIGURA 6-14 Transformación bacteriana.

ter presentan células relativamente grandes (fig. 6-16 A), con una forma más o menos en bastoncito y que con frecuencia se presentan a pares o en cadenas, con un tamaño variado. En *Azotobacter*, *Rhizobium* y en algunos otros eubacterios, estas variaciones se presentan de modo regular a lo largo de su ciclo vital. Se ha citado, que, en algunos casos, las células de *Azotobacter* presentan gemación. No forman endósporas, pero producen quistes de paredes altamente engrosadas. Las *Azotobacter* viven en suelos neutros bien aireados, obteniendo los glúcidos del medio

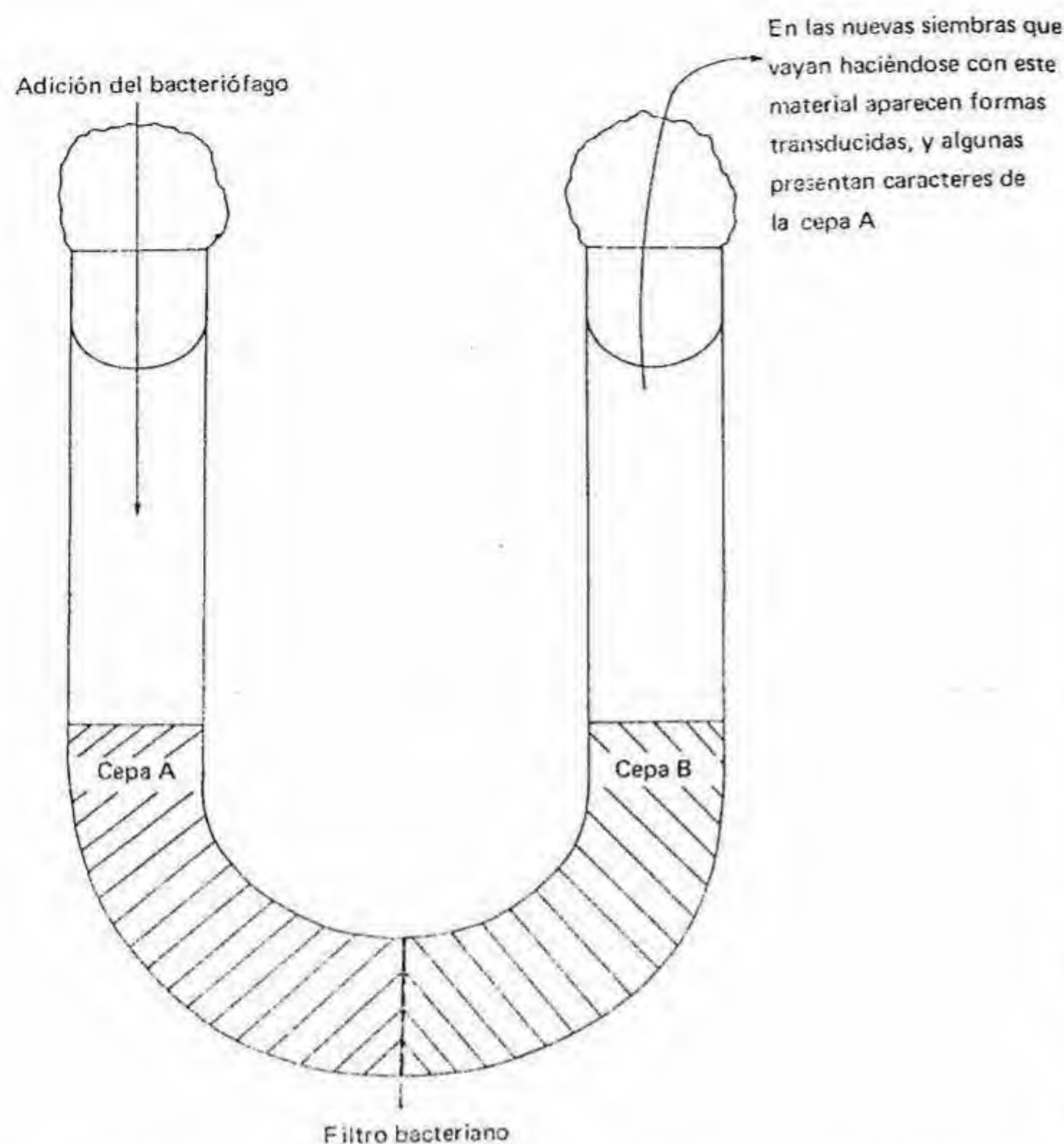


FIGURA 6-15 Aparato empleado para demostrar la transducción (el filtro bacteriano impide que se mezclen las cepas A y B, pero permite el libre paso del bacteriófago).

que los rodea y empleando nitrógeno atmosférico como fuente de nitrógeno. Las especies de *Clostridium* viven en el suelo y casi todas son saprofitas. Los *Clostridium* fijadores de nitrógeno—por ejemplo, *C. pasteurianum*—pueden vivir en suelos mal drenados, ácidos, como los que se encuentran en las turberas, y muchas de las especies son anaerobios obligados. Producen endosporas, que presentan un diámetro mayor que el de la célula madre. *C. botulinum* y *C. tetani*, que provocan el botulismo y el tétanos, respectivamente, producen toxinas muy poderosas. *C. acetobutylicum* ha sido empleado comercialmente desde tiempo atrás para la producción de alcohol butílico.

Las diversas cepas de *Rhizobium* (fig. 6-2)

son importantes bacterios fijadores de nitrógeno, que viven en simbiosis en los nódulos radicales de las leguminosas. Aunque sólo se reconoce una especie (*Rhizobium leguminosarum*) se encuentran diferentes cepas en las raíces de diversas leguminosas. La forma de dichos *Rhizobium* es especialmente variable cuando crecen en los nódulos radicales. Además de los bacterioides que se encuentran allí, se han observado también en esta especie células reproductoras móviles (nadadoras). *Rhizobium* no utiliza nitrógeno atmosférico cuando crece en cultivo. Por ello, se considera que la fijación de nitrógeno es un fenómeno conjunto, en el que deben intervenir tanto la leguminosa como las células bacterianas.

Los *Rhizobium* viven en el suelo e infectan

los pelos radicales de las plantas en crecimiento. Después de la entrada en el pelo radical, se forma un filamento de infección a través de la célula de dicho pelo. Al final, se produce el nódulo característico dentro del cual se alojan un gran número de células bacterianas. Los nódulos radicales en buen estado funcional contienen un pigmento hemoglobínico y son rosados. Cuando crecen por separado, ni la planta ni el bacterio sintetizan hemoglobina, sustancia que puede ser importante en la fijación de nitrógeno. Es ya una práctica agrícola común el espolvoreo de las semillas de las leguminosas con cepas apropiadas de *R. leguminosarum* antes de plantarlas. Esto asegura la infección inmediata de la raíz por parte de la mejor cepa de *Rhizobium* para cada especie de leguminosa. En algunos casos, las raíces resultan infectadas por cepas que fijan poco nitrógeno o que no fijan; dichas cepas pueden considerarse parásitas.

Probablemente la actividad bacteriana más importante en el suelo y en cualquier parte consiste en la descomposición de la materia orgánica muerta. Este proceso, aunque puede ser perjudicial en algunos casos particulares, es absolutamente esencial en la naturaleza. Gracias a la descomposición, los elementos químicos que formaban parte del cuerpo de las plantas y de los animales acaban siendo liberados y pueden ser utilizados de nuevo para el crecimiento de otros seres vivos.

En el intestino de los animales habita una amplia flora de bacterias, muchos de ellos eubacterios. Algunos de estos bacterios son patógenos potenciales; otros son esenciales para el bienestar de su hospedante. Por ejemplo, la celulosa ingerida por los rumiantes es digerida por bacterias y protozoos; a continuación, el rumiante obtiene una gran parte de sus alimentos gracias a la digestión de la prolífica población microbiana. En efecto, a expensas de su microflora, el rumiante se procura la mayor parte de los aminoácidos y de las vitaminas esenciales; otros mamíferos deben sacarlos de fuentes externas. El hombre aloja también en su intestino especies beneficiosas y dañinas de bacterias. Por ejemplo, algunos bacterios son esenciales para el funcionamiento adecuado del tubo digestivo; otros son patógenos, por ejemplo *Salmonella typhi*, que a menudo se extiende a través de la contaminación fecal de las aguas de bebida, provocando la fiebre tifoidea. *Escherichia coli* especie normalmente no patógena que vive en el intestino del hombre, se emplea como indicador en el análisis de la contaminación fecal reciente de las aguas de bebida. Las células

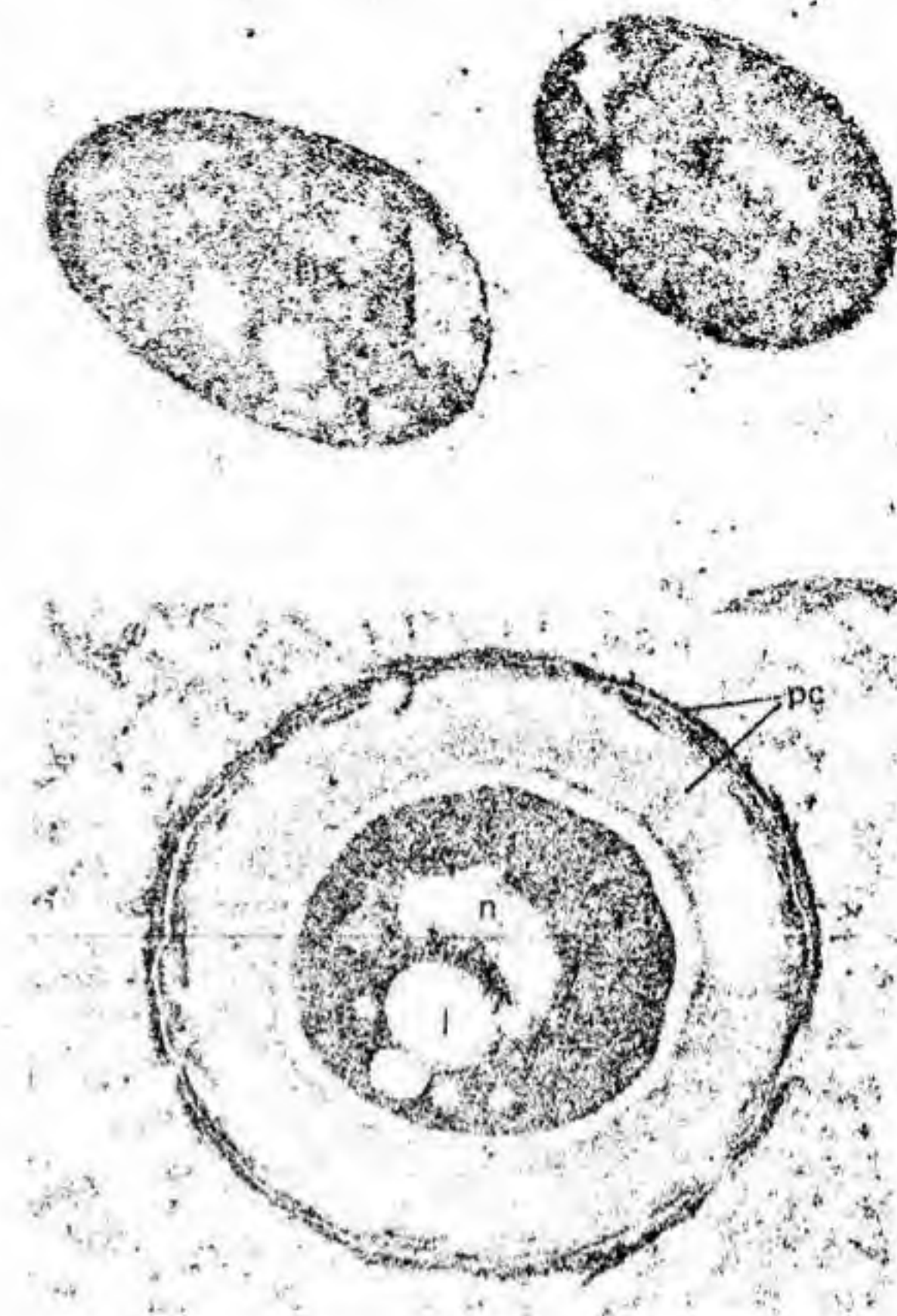


FIGURA 6-16 Células vegetativas (A) y corte fino de un ciste (B) de *Azotobacter*. pc, paredes celulares; n, material nuclear; l, glóbulo lipídico; A, X 24 500; B, X 27 500. (Según Scolofsky y Wyss, con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

de esta especie estarían presentes en el agua, en caso de contaminación fecal, en número mucho mayor que el de especies patógenas como *S. typhi*.

Algunos eubacteriales tienen importancia en las industrias de elaboración de alimentos o como causantes de su alteración. Diversos productos alimenticios manufacturados, como mantequilla, quesos, yogur, chucrut, salmueras y cacao, son casos de alimentos en cuya elaboración intervienen los bacterios. En los quesos, los bacterios lisan diversas proteínas y otras sustancias, produciendo así productos de lisis, algunos de los cuales son responsables de los sabores característicos. Los géneros de bacterios más importantes que intervienen en estos casos son *Lactobacillus*, *Streptococcus* y *Leuconostoc*. Estos y otros eubacterios comunes en los excrementos y en el suelo suelen encontrarse en la leche; pueden provocar el agüado u otros tipos de alteración de la leche fresca. Diversas especies de *Clostridium* y de

Staphylococcus son con frecuencia responsables de la intoxicación de los alimentos; los *Clostridium* son especialmente nocivos, puesto que la intoxicación que provocan es con frecuencia mortal. Algunas enfermedades, como la fiebre ondulante y la salmonelosis (gastroenteritis), son transmitidas con una cierta frecuencia por la carne, huevos y productos derivados de la leche.

ORDEN PSEUDOMONADALES. La mayoría de las pseudomonadales se encuentran en hábitats dulceacuícolas o marinos. Casi todos los bacterios autotróficos y muchos heterotróficos corresponden a este orden.

Los miembros de las pseudomonadales son parecidos a las eubacteriales tanto por su estructura como por su tipo de reproducción. Las pseudomonadales móviles, con la excepción de *Selenomonas*, tienen un flagelo polar único o grupos de flagelos polares. En *Selenomonas*, las células son curvadas y poseen un grupo de flagelos implantados centralmente en el lado cóncavo. En este orden, la reproducción se realiza mediante escisión binaria.

Las pseudomonadales fotosintéticas se distribuyen en tres familias: las tiorrodáceas o bacterios púrpura del azufre, las atiorrodáceas o bacterios púrpura no sulfúricos y las clorobacteriáceas o bacterios verdes del azufre. Los bacterios púrpura poseen un pigmento fotosintético denominado bacterioclorofila y en los bacterios verdes del azufre se encuentran dos clorobioclorofilas; todos estos pigmentos, que están relacionados químicamente con las clorofilas de los otros grupos vegetales, tienen su absorción máxima localizada en la región del espectro próxima al infrarrojo. Esto permite a los bacterios fototróficos realizar la fotosíntesis en ausencia de luz visible. Al igual que con las clorofilas verdaderas, existen pigmentos carotenoides asociados con las clorofilas bacterianas. En los bacterios faltan los plastos, pero los pigmentos fotosintetizadores se localizan en estructuras más sencillas denominadas **cromatóforos** (fig. 6-17). Además de los pigmentos, los cromatóforos contienen los enzimas y los transportadores de electrones que intervienen en las reacciones fotoquímicas.

Aunque los pigmentos fotosintéticos bacterianos tienen una estructura química parecida a la de las plantas superiores, el proceso fotosintético difiere en un cierto número de aspectos. Si bien en el transcurso de la fotosíntesis bacteriana se absorbe anhídrido carbónico, no se libera oxígeno. Las especies bacterianas fotosintéticas se

encuentran principalmente en hábitats anaeróbicos. En los bacterios púrpura del azufre, los compuestos sulfurados reducidos —con frecuencia ácido sulfhídrico— actúan como donantes de hidrógeno; se produce azufre libre, que se acumula en el interior de las células en forma de gránulos refringentes. Los bacterios verdes del azufre llevan a cabo un proceso parecido, pero el azufre se deposita al exterior. Las atiorrodáceas son organismos versátiles que pueden vivir anaeróbicamente en presencia de luz o aeróbicamente en la oscuridad. Para su fotosíntesis, pueden emplear diversos donantes de hidrógeno, como compuestos orgánicos de hidrógeno molecular; o bien, en la oscuridad oxidan estas mismas sustancias para obtener energía para la síntesis.

Las pseudomonadales quimiosintéticas oxidan compuestos como amoníaco, nitritos, metano, monóxido de carbono, azufre y compuestos sulfurados. En este grupo están los bacterios nitrificadores, que oxidan amoníaco para producir nitritos, y nitritos hasta el nivel de nitratos (*Nitrosomas* y *Nitrobacter*). La energía obtenida a partir de esta oxidación se emplea para producir enlaces fosfato de alta energía y para reducir anhídrido carbónico. A diferencia de las especies fotosintetizadoras, las pseudomonadales quimiosintéticas son predominantemente aerobias. En la mayoría de los casos, el oxígeno atmosférico actúa como aceptor final del hidrógeno.

Morfológicamente, uno de los grupos más singulares de pseudomonadales son las caulobacteriáceas. En esta familia, las células suelen estar fijadas sobre el sustrato mediante un pedúnculo provisto de un disco adhesivo basal (fig. 6-18 A). En el género *Caulobacter*, las células son vibrioides —es decir, en forma de bastoncito curvo— y poseen un pedúnculo protoplasmático unido a un extremo. En *Gallionella* (fig. 6-18 B, C), la célula es reniforme o bicóncava, con un pedúnculo unido lateralmente y retorcido en espiral, impregnado de hidróxido férrico. El pedúnculo de *Gallionella* no está constituido por materia viva.

Las células de las espiriláceas son de tipo espirilo o de tipo vibrio. En *Spirillum* (fig. 6-19 A-C) están flageladas polarmente, pero algunos vibrios poseen un pincel lateral de flagelos. Estos bacterios son básicamente formas acuáticas, aunque algunas especies (entre las cuales *Vibrio comma*, causante del cólera) son patógenas para el hombre o para los animales.

ORDEN CLAMIDOBACTERIALES. Las células de las clamidobacteriales, o "bacterios con

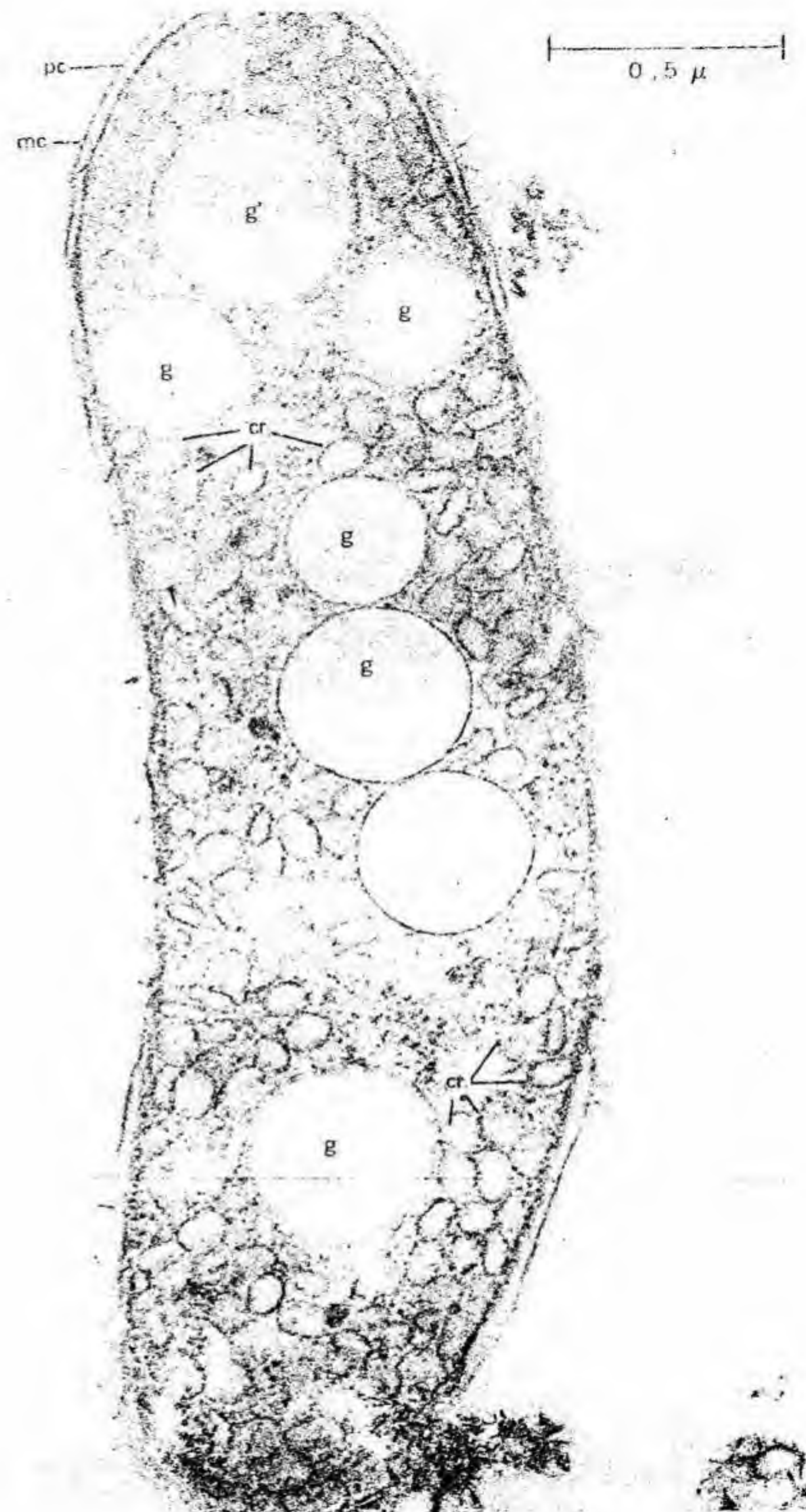


FIGURA 6-17 *Rhodospirillum rubrum*. Micrografía electrónica de un corte ultrafino en donde pueden observarse cromatóforos. pc, pared celular; mc, membrana citoplasmática; cr, cromatóforo; g, gránulo. (Según Boatman, reimpreso con permiso de Rockefeller Institute Press, de *Journal of Cell Biology*, 1964, vol. 20 (2), pág. 303, fig. 7.)



A



C

FIGURA 6-19 A, B, *Spirillum serpens*: A, fotografía en campo oscuro de una célula viva, con los flagelos no visibles, x 2500; B, previa tinción de los flagelos, x 4400; C, *S. heijerinkii*, x 6000. (Según Williams y Bittner, con permiso del International Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy.)

A



B

FIGURA 6-18 A, *Caulobacter vibrioideus*. Porción de células pedunculadas, x 37 500. B, C, micrografías electrónicas de *Gallionella ferruginea*: B, pedúnculo surcado por diversas células, dos de las cuales son visibles en el extremo del pedúnculo, x 75 000; C, pedúnculo ramificado, con cada una de las ramas terminada en una sola célula, x 65 000. Obsérvese cómo cada pedúnculo está compuesto por un cierto número de filamentos independientes. (A, fotografía cedida por E. A. Grula; B, C, fotografías cedidas por R. S. Wolfe, según Votter y Wolfe, con permiso de Journal of Bacteriology.)

vaina", tienen una estructura parecida a las eubacteriales. Sin embargo, en muchos casos las células están encerradas en el interior de una vaina cilíndrica, formando un largo filamento. Dentro de la vaina, las células, en forma de bastoncillo o de coco, se reproducen por escisión. Con frecuencia se deposita hidróxido férrico o hidróxido de manganeso sobre la vaina, dándole un color amarillo pardo. En *Crenothrix*, las células son cocoides y están dispuestas en varias series, con una vaina en forma de embudo; en *Sphaerotilus* (fig. 6-20 A, B), las células, baciliformes, forman una sola serie en el interior de una vaina cilíndrica.

En *Sphaerotilus*, se liberan células flageladas por el extremo abierto de la vaina. Dichas células nadan libremente y acaban fijándose para producir nuevos filamentos. Una de estas células puede fijarse sobre un filamento preexistente, en cuyo caso el nuevo filamento que se desarrolla parece ser una rama del más antiguo. El término ramificación falsa se aplica a este caso, o al caso de

que se produzcan filamentos parecidos a ramificaciones por deslizamiento de las células dentro de la vaina. Es frecuente que por el extremo abierto de la vaina infundibuliforme de *Crenothrix* escapen células que originarán nuevos filamentos. En este género, también pueden producirse nuevos filamentos por fragmentación.

Las clamidobacteriales son organismos acuáticos, algunos de los cuales son responsables de la acumulación del "hierro de los pantanos". *Sphaerotilus* se encuentra en el agua rica en materia orgánica, como en la de albañal, y suele emplearse como indicador de contaminación.

ORDEN BEGGIATOALES. Las especies acuáticas incluidas en este grupo pueden denominarse "algas azules facoloras". *Beggiatoa* (fig. 6-21) y *Thiothrix*, los géneros mejor conocidos, parecen ser prácticamente idénticos a las algas azules filamentosas del género *Oscillatoria*. *Beggiatoa* y *Thiothrix* son quimioautótrofos que oxidan los sulfuros a azufre y, al igual que los bacterio-

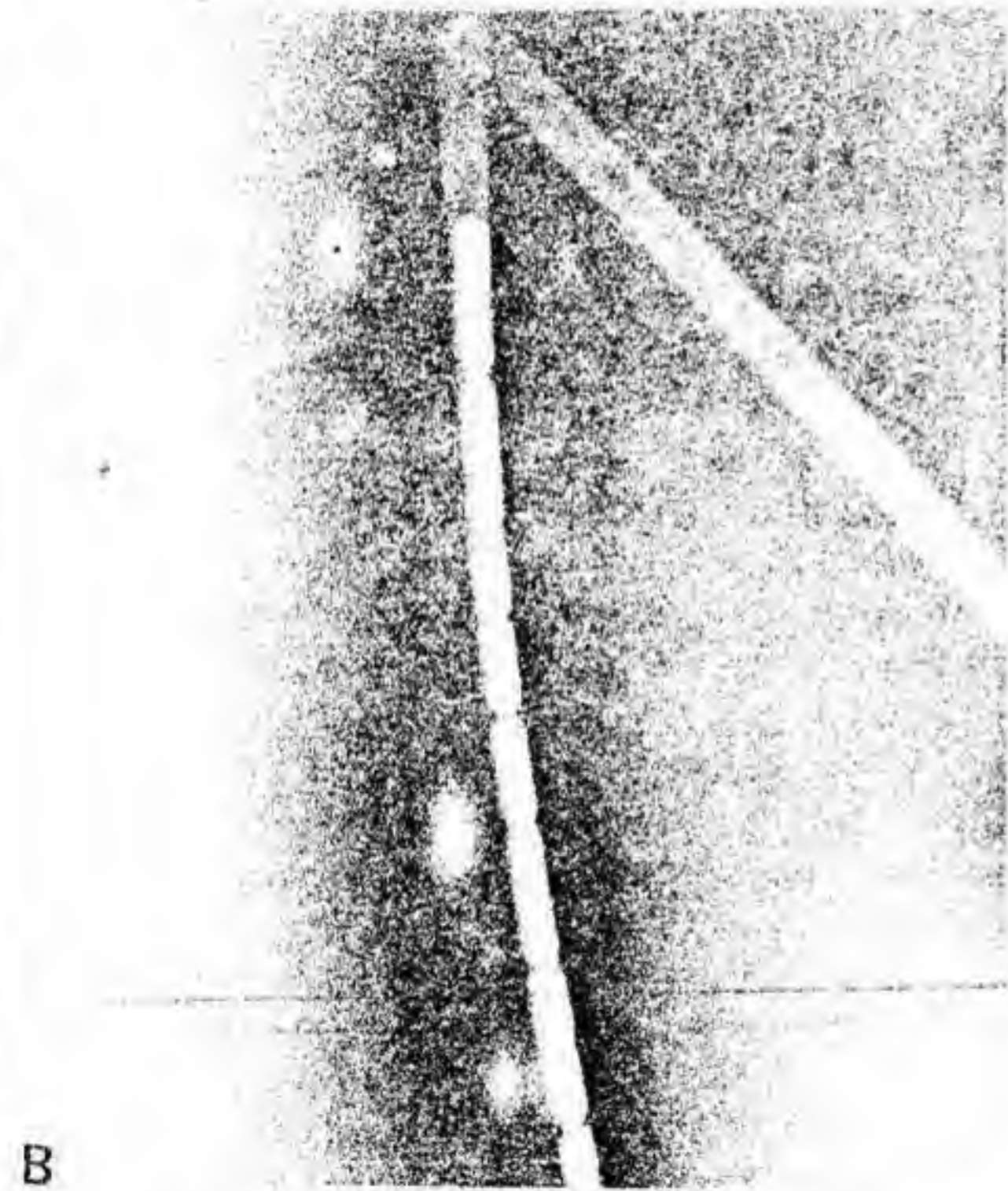


FIGURA 6-20 *Sphaerotillus natans*: A, masa de filamentos de una colonia, X650; B, un solo filamento aumentado para mostrar el detalle, X2500. (Fotografías cedidas por J. L. Stokes con permiso del *Journal of Bacteriology*.)

púrpura del azufre, acumulan gránulos de azufre libre en las células. Debido a la presencia de los gránulos refringentes de azufre, las masas de filamentos aparecen blancuzcas.

Los filamentos de *Beggiatoa* flotan libremente y son capaces de realizar movimientos de desli-

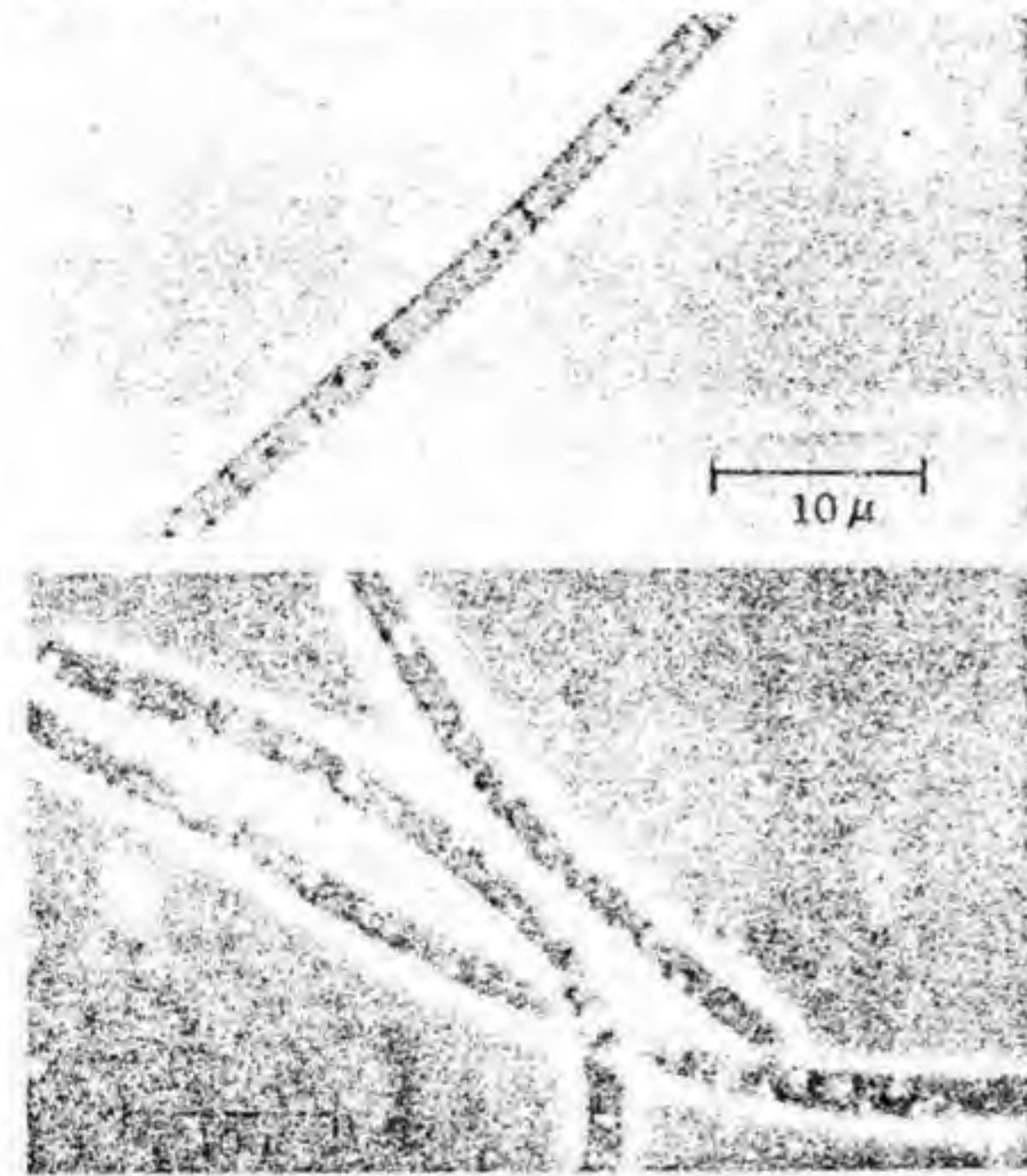
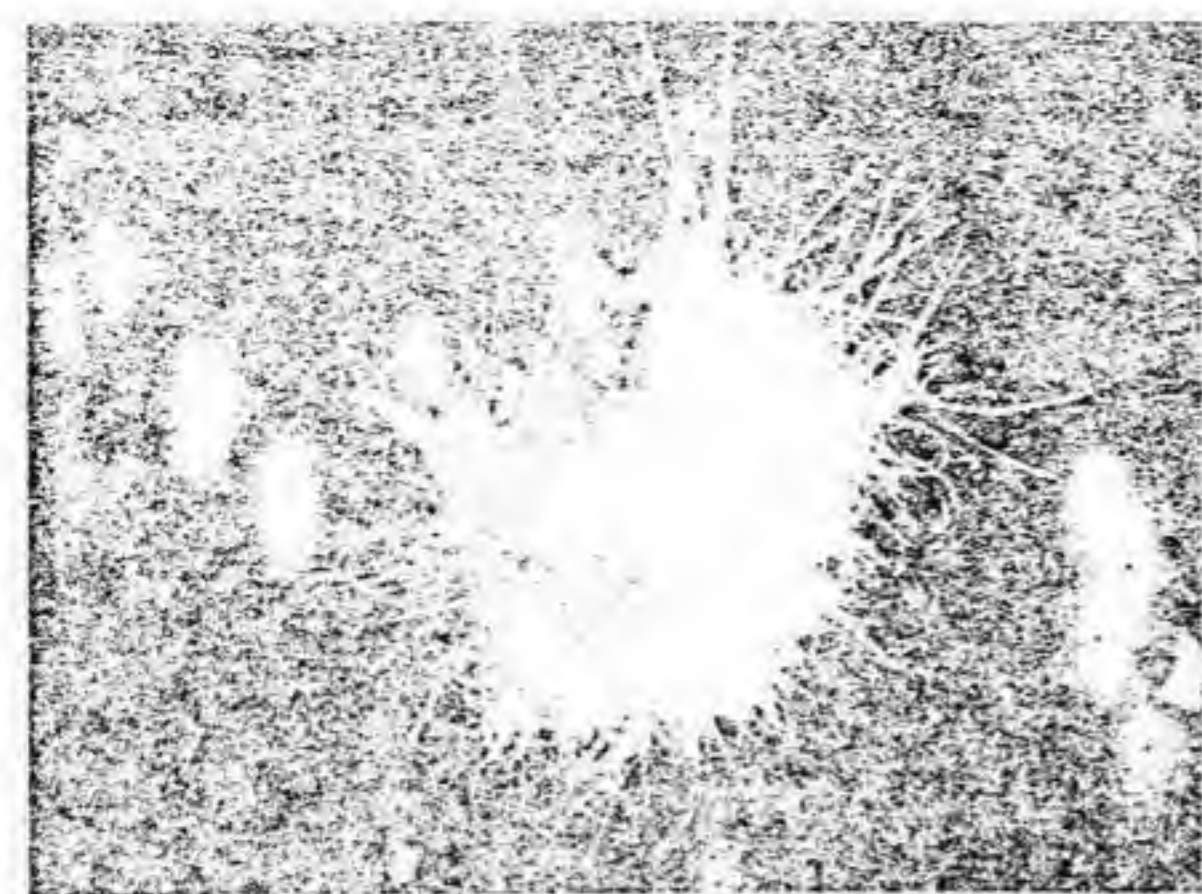


FIGURA 6-21 *Beggiatoa alba*: A, colonia de filamentos en agua, fotografiada con luz reflejada, X18; B, C, detalle de los filamentos, en contraste de fase oscuro. Los septos transversales son visibles en un filamento próximo a la muerte (B); granos de azufre presentes en filamentos (C) que han sido expuestos a un medio rico en ácido sulfhídrico. (Fotografías cedidas por R. S. Wolfe, de Faust y Wolfe, con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

zamiento y de flexión. Las células no son flageladas y su movilidad no puede atribuirse a ningún mecanismo conocido en otros grupos de bacterios. Sin embargo, el mismo tipo de movimiento se encuentra en *Oscillatoria*, una cianoficea (véase cap. 8). Los filamentos de *Thiothrix*, que son inmóviles y unidos al sustrato, son gregarios y se presentan en forma de grupos arrosetados.

En las beggiatoales, la reproducción de las

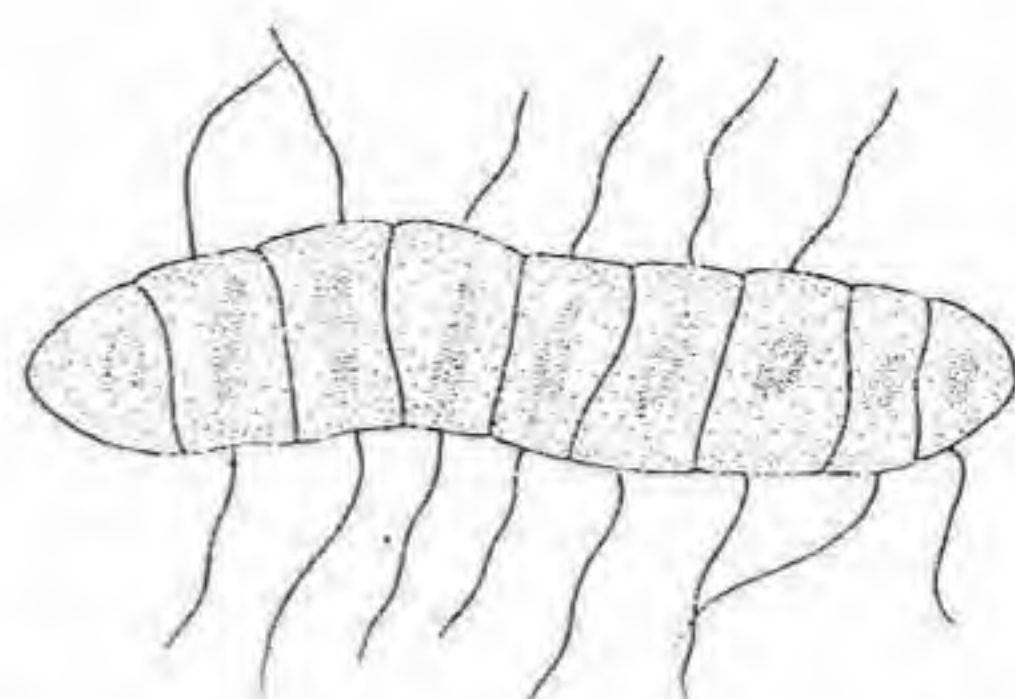


FIGURA 6-22 Aspecto de un filamento de *Caryophanon*, X4500.

células se realiza por fisión, aunque por fragmentación pueden producirse nuevas colonias. Con frecuencia se separan segmentos cortos de filamentos constituidos por unas pocas células. Son comparables a ciertas estructuras reproductoras de muchas cianofíceas.

ORDEN CARIOFANALES. Los cariofanales constituyen un pequeño grupo de relaciones inciertas. *Caryophanon* produce filamentos de 40 micras de longitud y 4 micras de anchura (fig. 6-22). Dichos filamentos producen segmentos de 10 a 30 células. Estos filamentos son liberados y se desplazan por la acción de numerosos flagelos. Las células de cada filamento se reproducen por escisión. En estos organismos, los cuerpos nucleares son claramente visibles en células vivas sin teñir.

Caryophanon se encuentra con frecuencia en grandes cantidades en la boñiga de vaca. En el agua rica en materia orgánica y en los intestinos de los animales pueden encontrarse formas próximas.

ORDEN ESPIROQUETALES. En los espiroquetales, las células son largas, finas, arrolladas en espiral y móviles. Poseen paredes delicadas y son muy flexibles. Estos espirilos pueden alcanzar 0,5 mm de longitud, pero tienen un diámetro pequeño. La célula está limitada por una membrana fina, que tiene arrollado exteriormente y en espiral un haz de finos filamentos. Este haz de filamentos está firmemente anclado en el citoplasma, en cada uno de los extremos de la célula. Estos filamentos tienen una composición química parecida a la de los flagelos de otros bacterios y son contráctiles. Las activas inflexiones de la célula y su movilidad están, según parece, provocadas por la contracción de estos filamentos.

Se distinguen dos familias: las treponematá-

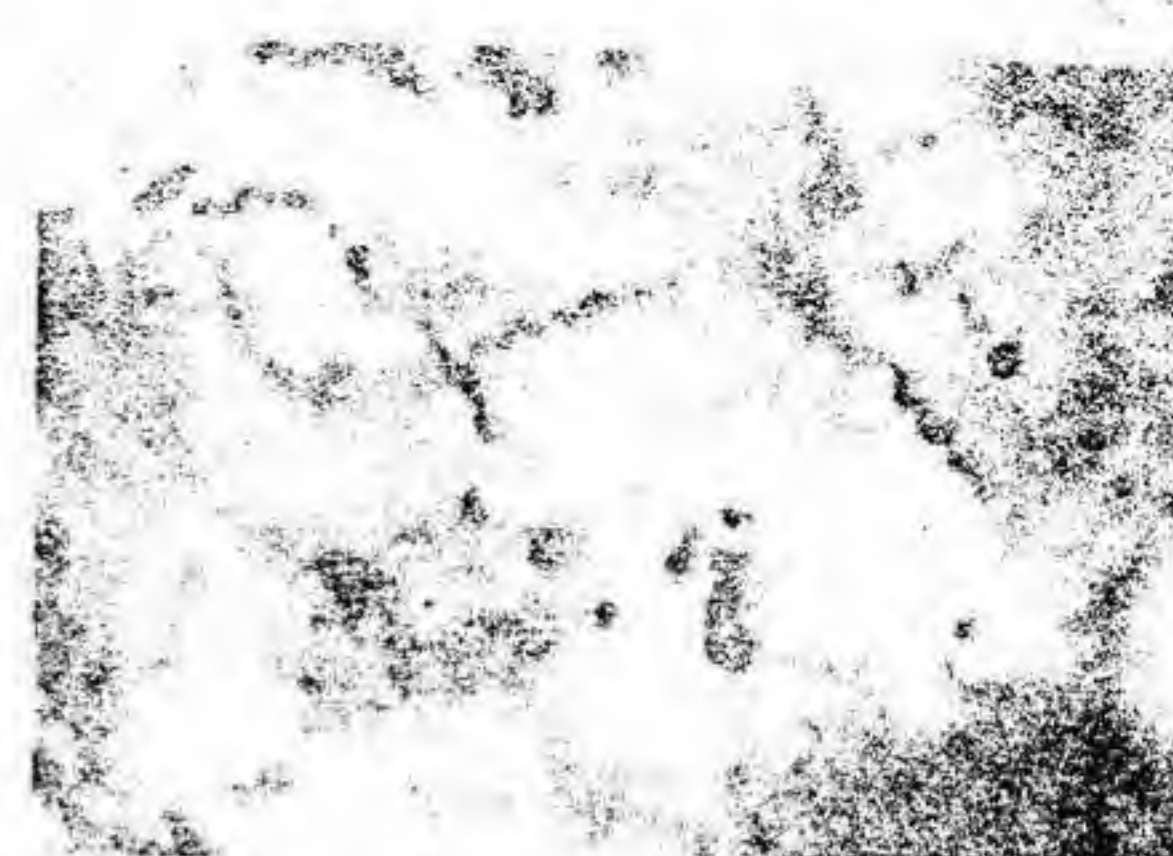


FIGURA 6-23 *Treponema pallidum*. Células teñidas por impregnación argéntica de un corte del tejido del hígado humano, X5000.

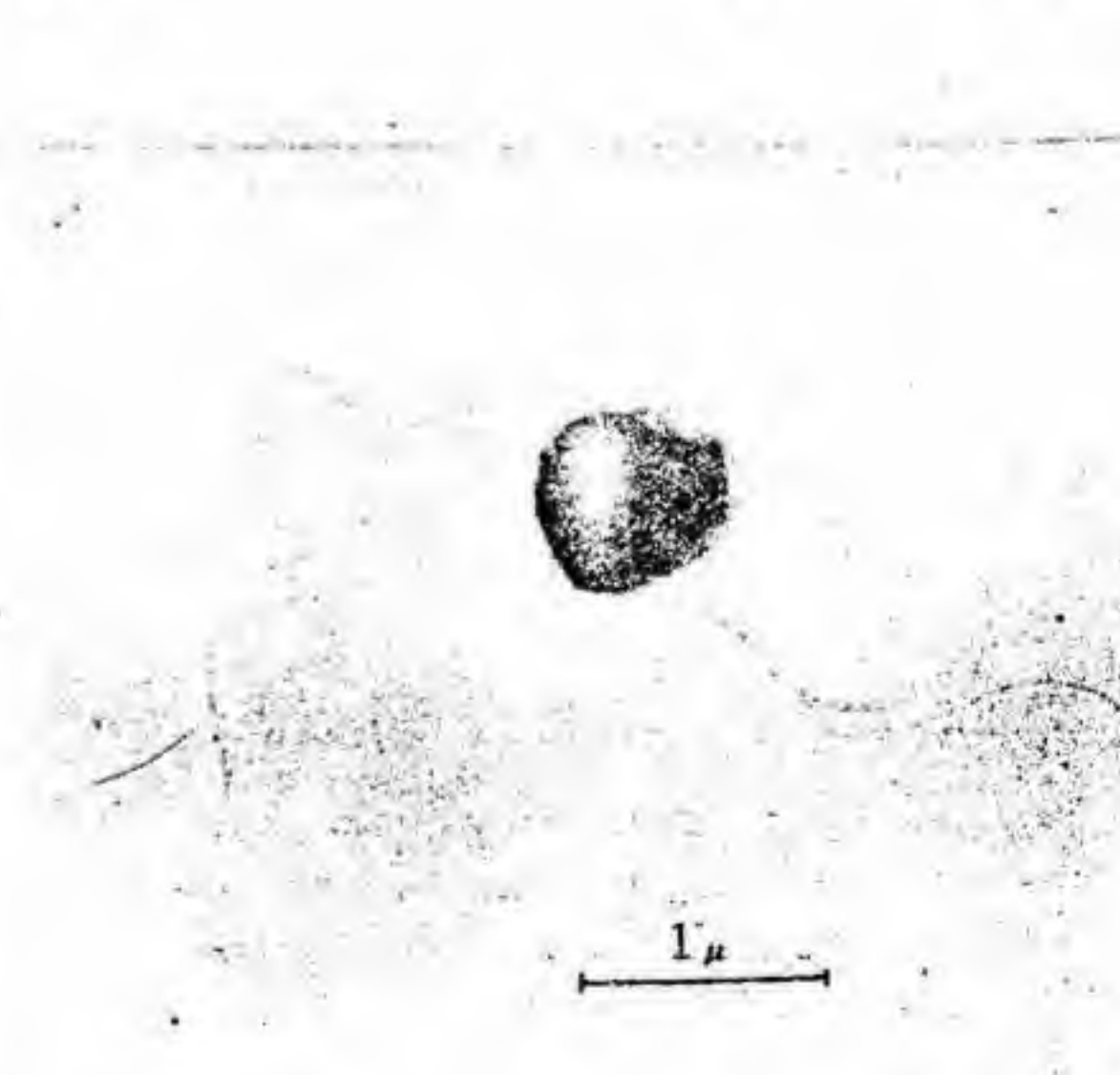
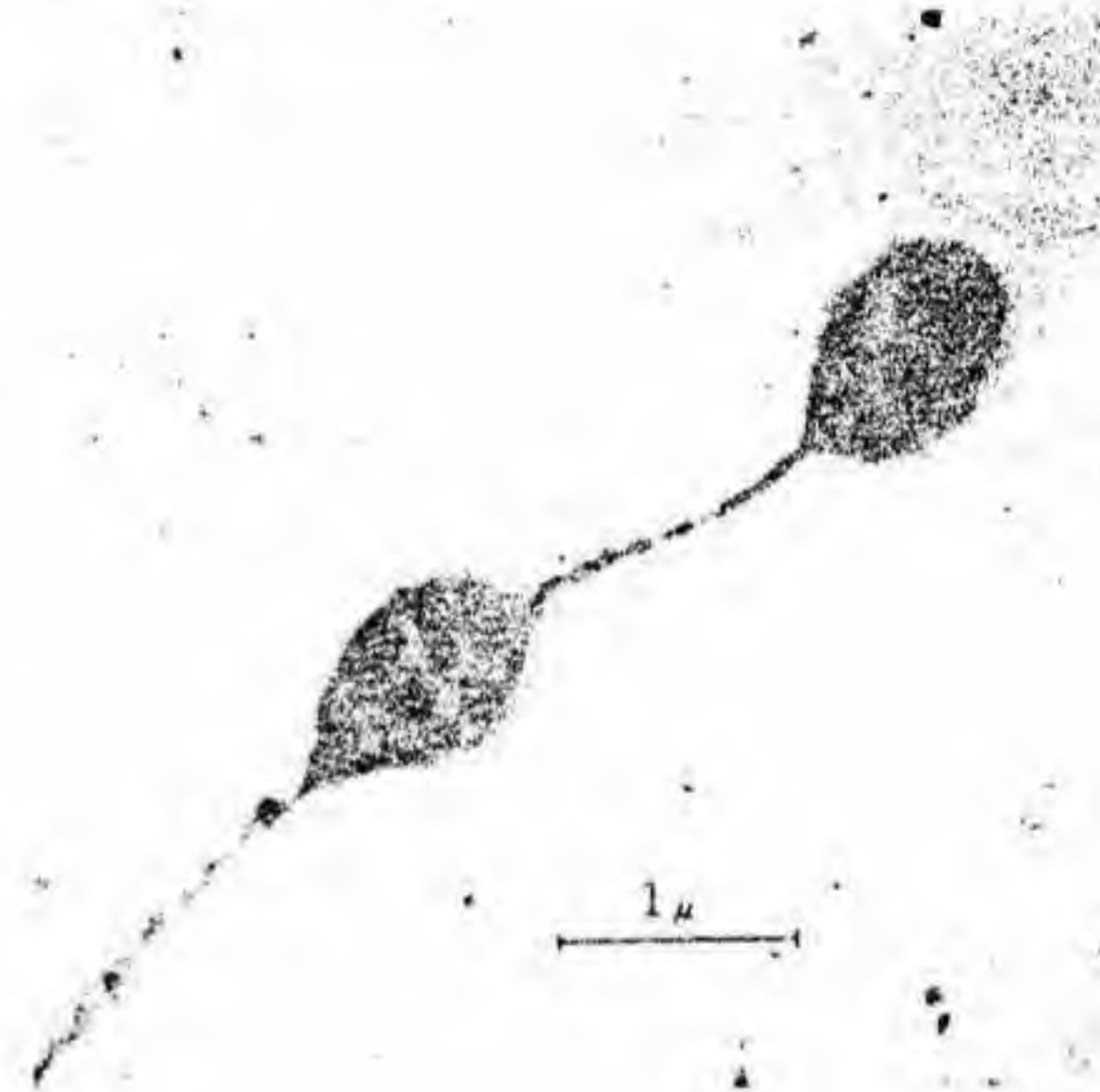


FIGURA 6-24 *Rhodomicrobium vannielii*: A, células pedunculadas; B, célula aislada flagelada. (Según Douglas y Wolfe con permiso del *Journal of Bacteriology*.)

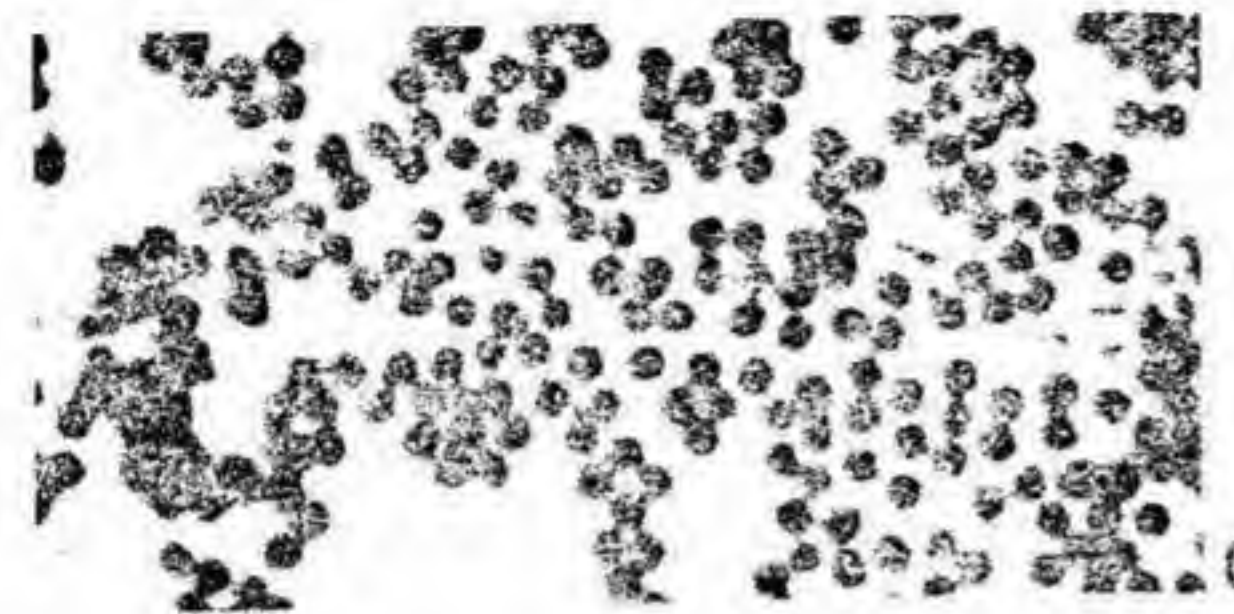
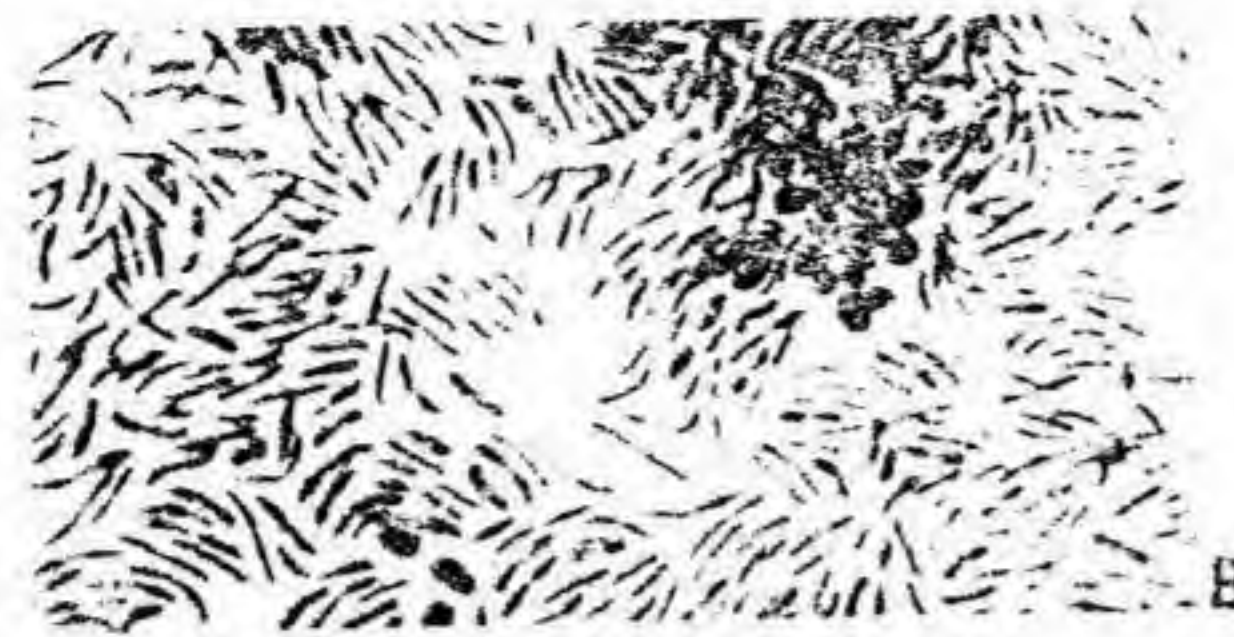
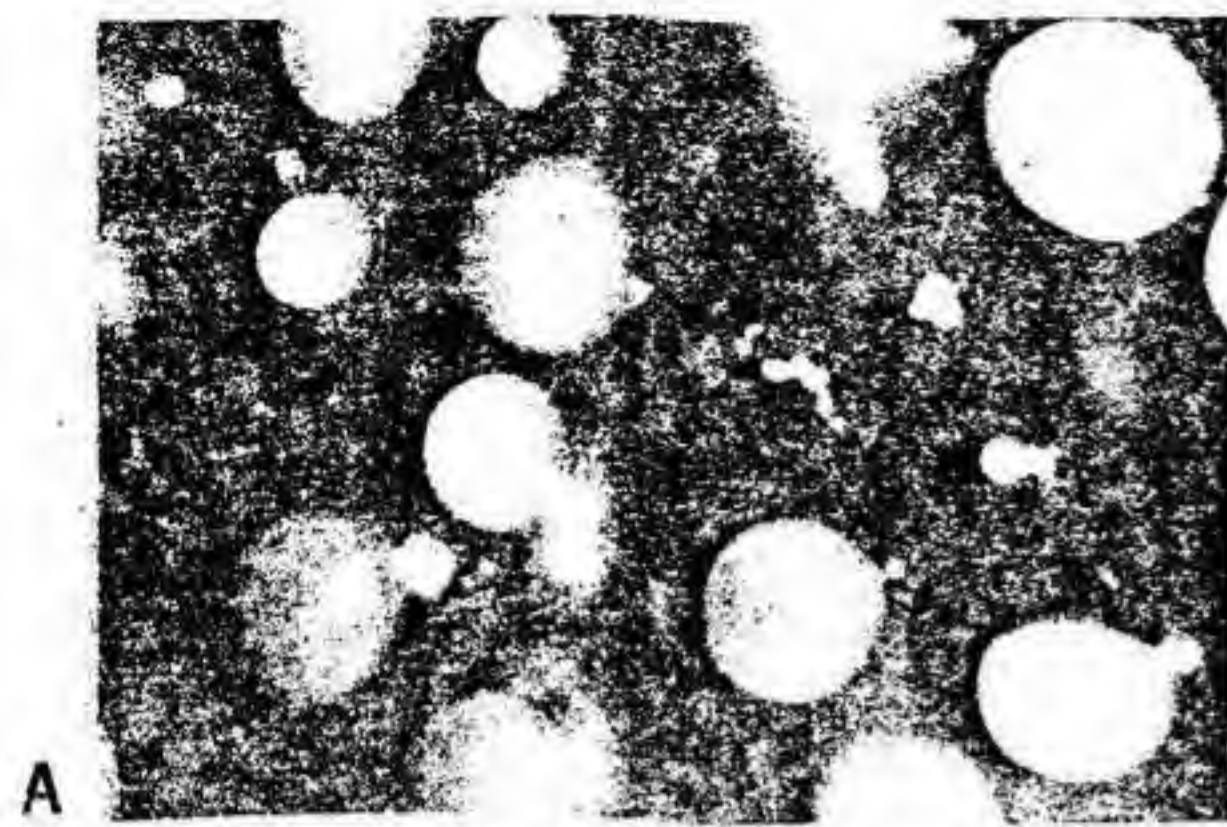


FIGURA 6-25 A, B, *Myxococcus fulvus*: A, fructificaciones maduras, X 30; B, flagelos teñidos, algunas de las cuales se encuentran formando microcistes, X 1100. C, *Myxococcus* sp., microcistes maduros teñidos, obtenidos por aplastamiento de una fructificación, X 1500. (Fotografías de N. A. Woods, según Henrici y Ordal, con permiso de D. C. Heath and Company.)



FIGURA 6-25 D Fases sucesivas del desarrollo de una fructificación de *Chondromyces*. X 15. (Fotografía cedida por J. T. Bonner, de *Morphogenesis* por J. T. Bonner, con permiso de Princeton University Press, copyright 1952.)

ceas y las espiroquetáceas. Las células de la primera tienen menos de 20 micras de longitud; las de la segunda varían de 30 a 500 micras. Las treponematáceas son esencialmente parásitos y pueden provocar la sífilis (*Treponema pallidum*; fig. 6-23) y la frambesia (*T. pertenue*) en el hombre y diversas enfermedades en los mamíferos y aves. *Leptospira*, un componente de este grupo, puede observarse en el sarro de los dientes y encías aparentemente sanos. Algunas especies de *Borrelia* provocan fiebres recurrentes, y una de ellas (*B. vincenti*) está relacionada con el llamado boca de las trincheras. La mayor parte de las espiroquetáceas viven en aguas estancadas, aguas residuales y hábitats parecidos, aunque unas pocas parasitan los mariscos.

ORDEN HIFOMICROBIALES. Las hifomicrobiales constituyen un grupo único por su estructura y reproducción. Las células elípticas u ovaladas de *Hiphomicrobium* tienen un solo flagelo polar. Después de un período de inmovilidad, estas células se sedimentan y se fijan al sustrato. A continuación, se desarrolla un fino filamento a partir del extremo de la célula situado en la parte opuesta al punto de unión. En el ápice de este filamento se produce una yema, la célula hija. Esta célula hija puede separarse y nadar hasta un nuevo punto, en donde se une al sustrato y produce un nuevo filamento. En el ápice de éste se van produciendo sucesivamente nuevas "yemas". Las yemas de *Rhodomicrobium* (fig. 6-24) se mantienen unidas al ápice del filamento en donde forman nuevos filamentos rematados por yemas. En el punto medio del filamento que une cada par de células se forman paredes transversales. La colonia o retículo de células resultante está reunida por los filamentos; algunas células hijas son flageladas y pueden dispersarse nadando, como ocurre en *Hiphomicrobium*. La forma de realizarse su crecimiento parece indicar que los filamentos de ambos géneros tienen en realidad una estructura tubular. *Rhodomicrobium* es fotoautotrófico y probablemente está relacionado con los bacterios púrpura atiorrodáceos; *Hiphomicrobium* es saprofítico.

ORDEN MIXOBACTERIALES. Los mixobacteriales se denominan bacterios mucilaginosos. Sus células tienen forma de bastoncillo con sus extremos redondeados o apuntados y poseen paredes finas. No presentan flagelos, pero son capaces de movimientos de deslizamiento tanto individuales como colectivos. Las células se deslizan sobre materiales

FIGURA 6-26 Microfotografía de un cultivo joven de *Mycobacterium tuberculosis*, X 1000. Obsérvense los filamentos ramificados.

mucosos segregados por ellas, sustancias que tienen además a mantener las células reunidas entre sí. La reproducción se realiza por escisión.

La característica más notable de los bacterios mucilaginosos es su producción de "fructificaciones" comunes. Algunas de éstas, visibles a simple vista, pueden presentar coloraciones vivas. En la formación de fructificaciones, un gran número de células emigran juntas, produciendo una masa agregada. En *Myxococcus* (fig. 6-25 A-C), las células de estos amontonamientos en forma de almohadilla se convierten en cuerpos cistiformes y no se produce ningún nuevo desarrollo. En *Chondromyces*, un género más complejo (fig. 6-26 D), las células aglutinadas producen una pequeña estructura ramificada, de forma arbustiva. Cada una de las ramas está coronada por un gran macrociste; dentro de él se encuentran numerosos quistes menores (microcistes) del tipo que encontramos en *Myxococcus*. El pedúnculo está formado por mucus endurecido y células no enquistadas. En el momento de la germinación, cada macrociste origina una sola célula vegetativa. No todas las especies comprendidas dentro de las mixobacteriales forman fructificaciones complejas y quistes. Las células de *Sporocytophaga* se enquistan pero no producen fructificaciones; las de *Cytophaga* no producen ni quistes ni fructificaciones.

Los mixobacterios abundan en ciertos tipos de suelos, sobre estiércol o material vegetal en putrefacción y en hábitats marinos. Son capaces de matar y digerir células de otros bacterios y hongos en estos hábitats; otros tienen notable actividad en la descomposición de la celulosa.

ORDEN ACTINOMICETALES. La característica distintiva más importante de los actinomicetes es

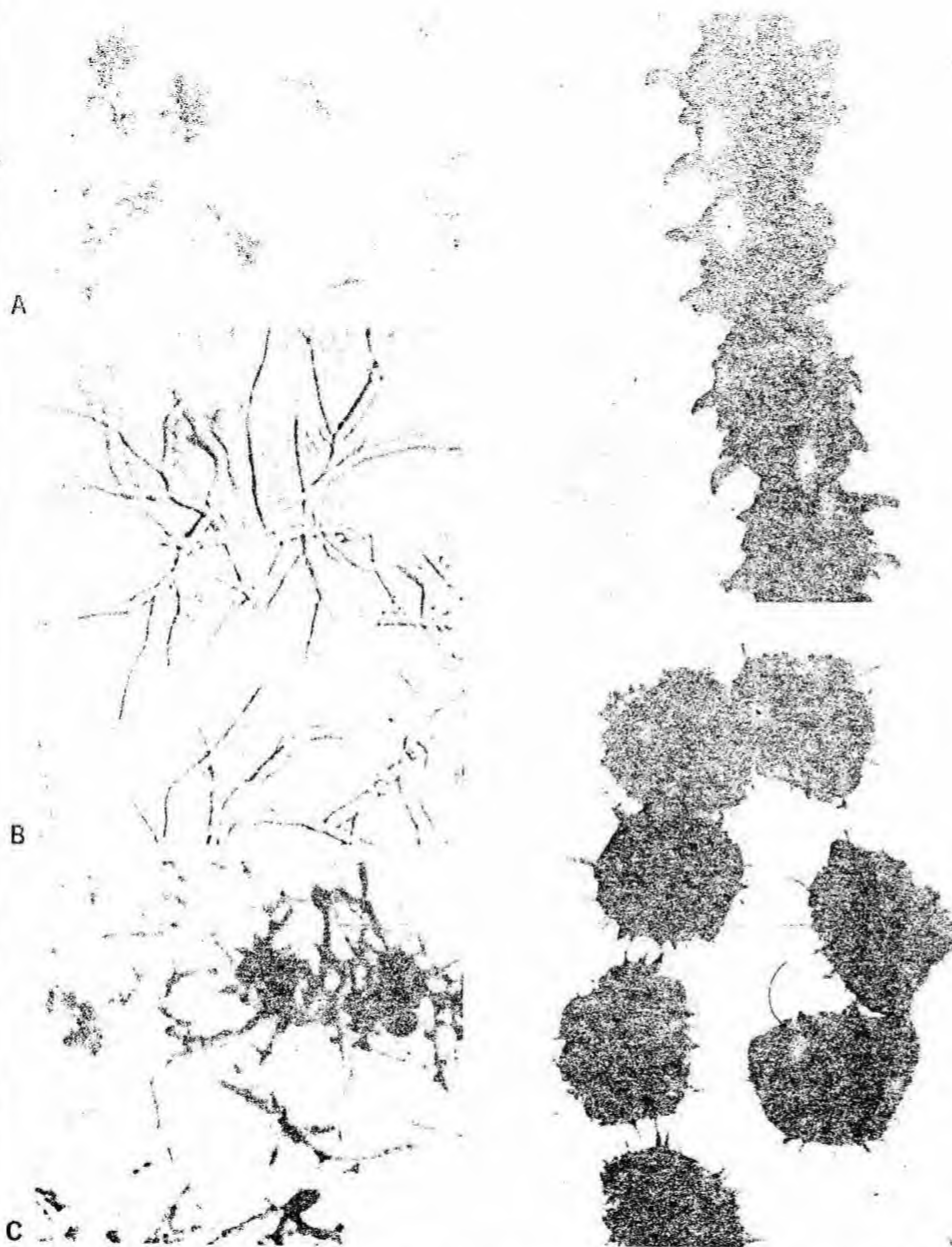


FIGURA 6-27 A, B, *Actinomyces*, x 750. C, *Nocardia*, filamentos procedentes de un cultivo joven, x 1200. D, E, *Streptomyces*: D, micrografía electrónica de esporas reunidas en cadena x 40 000; E, esporas aisladas, x 55 000. (A, B, fotografías cedidas por A. Howell, de Howell, Murphy, Paul y Stephan, con permiso de *Journal of Bacteriology*; C, fotografía cedida por M. Fore; D, E, fotografías cedidas por H. D. Tresner, Davis y Backus con permiso de *Journal of Bacteriology*.)

la producción de filamentos o hifas cenocíticos (es decir, con numerosos cuerpos nucleares y sin septos transversales) parecidos a los que se encuentran en muchos hongos verdaderos. Estas hifas tienen un diámetro inferior al de los hongos verdaderos, normalmente no mayor de 1,5 micras. Su reproducción se realiza por fragmentación, gemación, escisión, producción de conidios o de esporangiosporas móviles.

Cuatro familias se sitúan en este orden: las micobacteriáceas, actinomicetáceas, estreptomicetáceas y actinoplanáceas. Las micobacteriáceas se incluyen algunas veces dentro de las eubacteriales, pero en la mayoría de los aspectos parecen estar íntimamente relacionadas con las actinomicetales. En *Mycobacterium* (fig. 6-26) sólo llega a formarse un micelio rudimentario, que pronto se fragmenta en segmentos ramificados o en forma de bastoncito. Estos segmentos pueden reproducirse por escisión u originar un nuevo micelio. Diversas cepas de *Mycobacterium tuberculosis*, especie ubicuista, provoca la tuberculosis en el hombre, animales y aves; *M. leprae* es el causante de la lepra.

El micelio de las actinomicetáceas es más extenso que el de las micobacteriáceas, aunque también se segmenta de un modo parecido. Los fragmentos se reproducen en *Actinomyces* y *Nocardia* por escisión binaria (fig. 6-27 A-C). Además, en este último género se da también la gemación y la formación de esporas.

El micelio de las estreptomicetáceas no presenta nunca fragmentación. En *Streptomyces* (fig. 6-27 D, E) existen ramificaciones aéreas especiales portadoras de conidios que son completamente distintos de las endósporas de otros organismos bacterianos. Se cree que durante su formación se forman septos que separan pequeñas porciones de protoplasma del resto del filamento. Estas porciones se van redondeando y acaban separándose. Al germinar, el conidio produce un tubo germinal, que se desarrolla hasta formar un nuevo micelio. Los conidios de los actinomicetes no son muy resistentes al calor, en comparación con las endósporas de otros bacterios.

Las actinoplanáceas son organismos recientemente descubiertos. Estos actinomicetes acuáticos también producen hifas, que llevan en su ápice diminutos esporangios. Los esporangios maduros se disgregan, liberando muchas esporas flageladas de forma esférica o bacilar.

Gran parte de los estreptomicetáceas y actinomicetáceas son organismos que viven en el suelo en forma saprofítica. Pueden encontrarse

también en la materia vegetal o en descomposición, en el agua y en otros hábitats. Un cierto número de actinomicetes producen sustancias antibióticas enormemente importantes, como la estreptomicina y la actinomicina. Como subproducto de la producción de antibióticos por diversas especies de *Streptomyces* se obtiene vitamina B₁₂.

OTROS ORDENES. Se reconocen otros tres órdenes de bacterios: las micoplasmatales, las virales y las rickettsiales. Las micoplasmatales constituyen un pequeño grupo sobre el cual se conocen pocos detalles. Las rickettsiales son responsables de un cierto número de importantes enfermedades entre las cuales se encuentra el tifus y la fiebre de las Montañas Rocosas. Algunos bacteriólogos las consideran como formas más o menos intermedias entre los bacterios verdaderos y los virus, mientras que otros las consideran como virales. Las rickettsias son extremadamente pequeñas pero de forma parecida a otros bacterios. Muchas de ellas viven en el cuerpo de roedores y son transmitidas al hombre por diversos artrópodos que actúan como vectores; todos ellos son parásitos que no pueden reproducirse en ausencia de células hospedantes vivas. Se encuentran en el citoplasma, o con menor frecuencia en el núcleo, de las células hospedantes y son baciliformes o esféricas. Las virales (incluidas junto con las rickettsiales dentro de la clase microratobios en la clasificación de Bergey) no pueden considerarse que estén íntimamente relacionadas con los bacterios.

RELACIONES

La simplicidad de la estructura celular y su pequeño tamaño parecen separar a los bacterios de la mayoría de los otros grupos de organismos. Sin embargo, el tamaño es en sí de poco valor, de cara a la determinación de interrelaciones. Así, algunos hongos verdaderos son más pequeños que los bacterios mayores. Por su tamaño y estructura las algas azules parecen poderse reunir con los bacterios. En ambos grupos, la sencilla estructura celular, la falta de condriosomas, de plastidios, etc., y el bajo grado de complejidad de la organización nuclear son los mismos. La escisión binaria es la forma general de reproducción y en cada grupo se encuentra poca diferenciación celular. Se ha sugerido que estas dos divisiones podrían reunirse en una línea de evolución y han

sidio incluidas conjuntamente dentro del grupo de las "protistas inferiores". El "núcleo" de los cianófitos y de los esquizomicófitos se ha denominado núcleo procariótico, para diferenciarlo del eucariótico de los demás organismos. Sin embargo, el de los cianófitos es el grupo menos conocido en muchos aspectos. Se requieren nuevos estudios de su química, reproducción y ultraestructura para poder obtener alguna certidumbre sobre sus relaciones con los bacterios. Los bacterios fueron considerados al principio como relaciona-

dos con los hongos verdaderos. Sin embargo, los hongos verdaderos están provistos de células con un elevado nivel de organización y se diferencian en otros aspectos.

La simplicidad estructural de los bacterios puede no ser debida necesariamente a su primitivismo. Probablemente algunos grupos de bacterios han derivado de formas más complejas por evolución regresiva. Son simples solamente en cuanto a su estructura; químicamente, son tan complejos o más que otros organismos.

BIBLIOGRAFIA

- Breed, R. S., Murray, E. G. D. y Smith, N. R., *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 7.^a ed. Londres: Bailliere, Tindall & Cox Limited; Baltimore: Williams and Wilkins Co. (1957).
- Brieger, E. M. *Structure and Ultrastructure of Microorganisms*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1963).
- Cruikshank, R. (Ed.), *Mackie and McCartney's Handbook of Bacteriology*. Edimburgo: E. y S. Livingstone Limited (1962).
- Frobisher, M., *Fundamentals of Microbiology*. Filadelfia: W. B. Saunders Co. (1962).
- Gunsalus, I. C. y Stanier, R. Y. (Eds.), *The Bacteria*. Vol. I. *Structure*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1960).
- Hawker, L. E., Linton, A. H., Folkes, B. F. y Caille, M. J., *An Introduction to the Biology of Micro-organisms*. Londres: Edward Arnold (editores) Ltd. (1960).
- Jacob, F. y Wollman, E. L., *Sexuality and the Genetics of Bacteria*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1961).
- Perkins, H. R., "Chemical Structure and Biosynthesis of Bacterial Cell Walls". *Bact. Rev.*, 27(1): 18-55 (1963).
- Skerman, V. B. D., *A Guide to the Identification of the Genera of Bacteria*. Baltimore: Williams & Wilkins Co. (1957).
- Stanier, R. Y., Doudoroff, M. y Adelberg, E. A., *The Microbial World*, 2.^a ed. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, Inc. (1962).
- Thimann, K. V., *The Life of Bacteria*, 2.^a ed. Nueva York: The Macmillan Co. (1963).
- Waksman, S. A., *The Actinomycetes*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1950).

7

GRUPOS DE ALGAS

En otro tiempo, los organismos denominados *algas* se incluían en una sola categoría. Al ir aumentando nuestros conocimientos, sobre todo gracias a los estudios de bioquímica y de fisiología, fue viéndose claramente hasta qué punto el grupo "algas" era artificial. En general, se considera actualmente que las algas comprenden varias líneas de evolución paralela, relacionadas sólo muy de lejos; por ello, las trataremos aquí como divisiones distintas. Sin embargo, estas divisiones tienen algunas características en común que las distinguen de otras divisiones de plantas. De aquí, que el término alga, al igual que el término general talófito, tenga todavía utilidad en el vocabulario botánico. Sin duda continuará empleándose, aunque ya no se considerará más como una categoría formal.

CARACTERES DISTINTIVOS DE LAS ALGAS

Típicamente, las algas poseen clorofila y son fotosintéticas, mientras que los hongos y organismos similares (entre los cuales cabe incluir la mayoría de los bacterias) son saprofitos o parásitos. Algunas algas no realizan la fotosíntesis, pero puede observarse en la mayoría de los casos que han derivado de formas portadoras de clorofila. Existen algas que pueden ser autótrofas o heterótrofas, según sean las condiciones a las cuales están expuestas. También algunos bacterios son fotosintetizadores; sin embargo, normalmente producen azufre o algún compuesto de azufre como subproducto de su actividad metabólica mientras que las algas producen oxígeno.

Es más difícil distinguir ciertos algas de los protozoos flagelados. Algunos organismos descoloridos e incoloros, así como algunos otros portadores de clorofila, pueden ser considerados como algas o como protozoos. En realidad, algunos autores incluyen estos organismos en un grupo (los protistas) independiente de los reinos vegetal y animal. Típicamente, la presencia de una pared celulósica rígida en organismos unicelulares y flagelados es suficiente para clasificarlos entre las algas; pero esto es estrictamente arbitrario, puesto que muchos flagelados fotosintetizadores no poseen pared celulósica.

No suele ser difícil la distinción entre los grupos de algas y los demás grupos vegetales, si se dispone de material en fase de reproducción. Las estructuras reproductoras de las algas son unicelulares, sin capas de células estériles. En unos pocos casos existen estructuras que al alcanzar la madurez son multicelulares (como en los briófitos). Pero siguiendo su desarrollo se hace evidente que no existe separación entre las capas celulares internas fértiles y las capas externas estériles. Existe, sin embargo, una excepción y aún únicamente en el órgano reproductor masculino en el caso de las carofíceas (véase cap. 15). Sin embargo, otras características morfológicas permiten situar a estas plantas entre las algas.

En las algas, el cigoto raramente se desarrolla para originar un embrión pluricelular mientras todavía se encuentra en la planta femenina. En realidad, tanto los gametangios masculinos como los femeninos pueden soltar gametos, de modo que la singamia tiene lugar en el agua. En general, el cigoto es independiente del gametófito desde el momento de su formación.

Otra característica distintiva de las algas es la ausencia de un auténtico sistema vascular. En efecto, no se encuentran entre ellas raíces verdaderas, tallos ni hojas. En general, la diferenciación en tejidos es pequeña. En uno de los grupos más complejos de algas, el de los feófitos (algas pardas), algunos géneros pluricelulares poseen partes parecidas a raíces, a tallos y a hojas (véase cap. 4). En algunas de éstas se encuentran semejanzas bastante sorprendentes con el floema y los tejidos meristemáticos de las plantas vasculares.

La reproducción vegetativa (o asexual) es corriente en las algas, y se realiza con la emisión de un buen número de tipos de esporas. Las esporas flageladas se denominan zoósporas (planósporas), mientras que las formas no flageladas se denominan aplanósporas. En algunas especies, el contenido celular se redondea y se rodea por

una gruesa membrana. Si en su constitución interviene la pared celular originaria, la espora resultante se denomina un arieteo; si se forma una nueva pared interna, se trata de una hipnóspora.

CARACTERES DISTINTIVOS DE LAS DIVISIONES DE LAS ALGAS

En este texto, distinguimos ocho divisiones de algas. Cada una de las divisiones: crisófitos, pirrófitos, xantófitos y clorófitos poseen dos clases, mientras que cada uno de los demás (cianófitos, feófitos, rodófitos y euglenófitos) comprenden solamente una clase. La tabla 7-1 contiene la lista de las principales características distintivas de las divisiones (y clases) de las algas. Los datos relativos a algunas divisiones son aún incompletos, puesto que sólo algunas especies de ellas han sido estudiadas. No se sabe aún si estas especies son o no representativas de la totalidad de la división. En cada grupo se conocen actualmente organismos que deben considerarse como excepciones. Después de nuevos estudios, es posible que algunas de estas algas hayan de ser adscritas a una categoría distinta.

Los criterios más importantes que se emplean en la distinción de las divisiones son bioquímicos y se basan en pigmentos, sustancias de reserva y composición química de las paredes celulares. Entre los pigmentos cabe incluir no sólo un cierto número de clorofilas sino también los demás pigmentos liposolubles, los carotenoides (carotenos y xantofilas) y las ficobilinas (ficocianina y ficoeritrina), hidrosolubles. La estructura submicroscópica (o ultraestructura) del cloroplasto¹ es idéntica en todos los grupos de plantas. Dichos orgánulos están limitados por una doble membrana e integrados por muchas bandas comprimidas o pilas de laminillas agrupadas por pares (véanse figs. 10-2 D, 11-4 D, 12-2 A, B, 14-2 A, C, 15-2). Las sustancias almacenadas, o de reserva, pueden estar constituidas por algunos tipos de glúcidos, proteínas o grasas y aceites. Otros criterios importantes se basan en la presencia o ausencia de células móviles flageladas: el número, longitud relativa, morfología e implantación de los flagelos en estas células (fig. 7-1 A-I).

¹El término *cloroplasto* se aplica a todos los plastidios que contienen clorofila y presentan una estructura lamelosa; el término *cromatóforo* se reserva a los orgánulos desprovistos de laminillas, como los que se encuentran en las bacterias y en animales.

Al igual que en los eumicotes, los flagelos lisos y carentes de bábulas se denominan flagelos lisos (fig. 7-1 A); los flagelos provistos de pelos transversales finos (o mastigonemas) en toda su longitud son los flagelos barbulados (fig. 7-1 C, F).

Otras características empleadas en la distinción y caracterización de las divisiones y clases de algas se basan en el grado de organización nuclear y en si las células son uninucleadas o plurinucleadas; en el tipo de reproducción sexual, si existe ésta (*isogamia*, *anisogamia* u *oogamia*, fig. 7-2); y en el tipo de alternancia de generaciones existente (localización de la singamia y de la meiosis en el ciclo vital; fig. 7-3).

FILOGENIA DE LAS ALGAS

La presencia de pigmentos ficobilínicos tanto en los cianófitos (algas azules) como en los rodófitos (algas rojas) y la existencia de conexiones protoplasmáticas entre las células de algunos de sus representantes puede ser una indicación de un posible origen común. La simplicidad de la estructura del cloroplasto de los rodófitos (véase cap. 12) puede ser significativa en cuanto a poner de manifiesto una estrecha relación con los cianófitos. Sin embargo, otros detalles citológicos y morfológicos confieren a estos dos grupos características evolutivas extremadamente divergentes. Debido a la presencia de ficobilinas, las criptofíceas (criptomonadales), de los pirrófitos, es posible que estén también relacionadas con los cianófitos y los rodófitos. Sin embargo, los pigmentos ficobilínicos pueden haber aparecido independientemente en las criptofíceas, puesto que se encuentran flagelos en la gran mayoría de las criptofíceas, mientras que faltan en las otras dos divisiones. Las criptofíceas contienen clorofila *c* además de clorofila *a* y de las ficobilinas. Por esta razón es posible que hayan evolucionado a partir de una forma que habría originado también otra línea representada por los pirrófitos más típicos, las dinofíceas (dinoflagelados). Esta última clase, que carece de ficobilinas, posee abundantes pigmentos carotenoides, así como clorofila *c*, cosa que también ocurre en los feófitos (algas pardas) y en algunos componentes de los crisófitos (básicamente las bacilariofíceas o diatomeas). En estas dos clases abunda también otro carotenoide, la fucoxantina. La sustancia de reserva es la laminarina u otro compuesto íntimamente relacionado con ella, la crisolaminarina. Estas sustancias se diferencian de los glúcidos

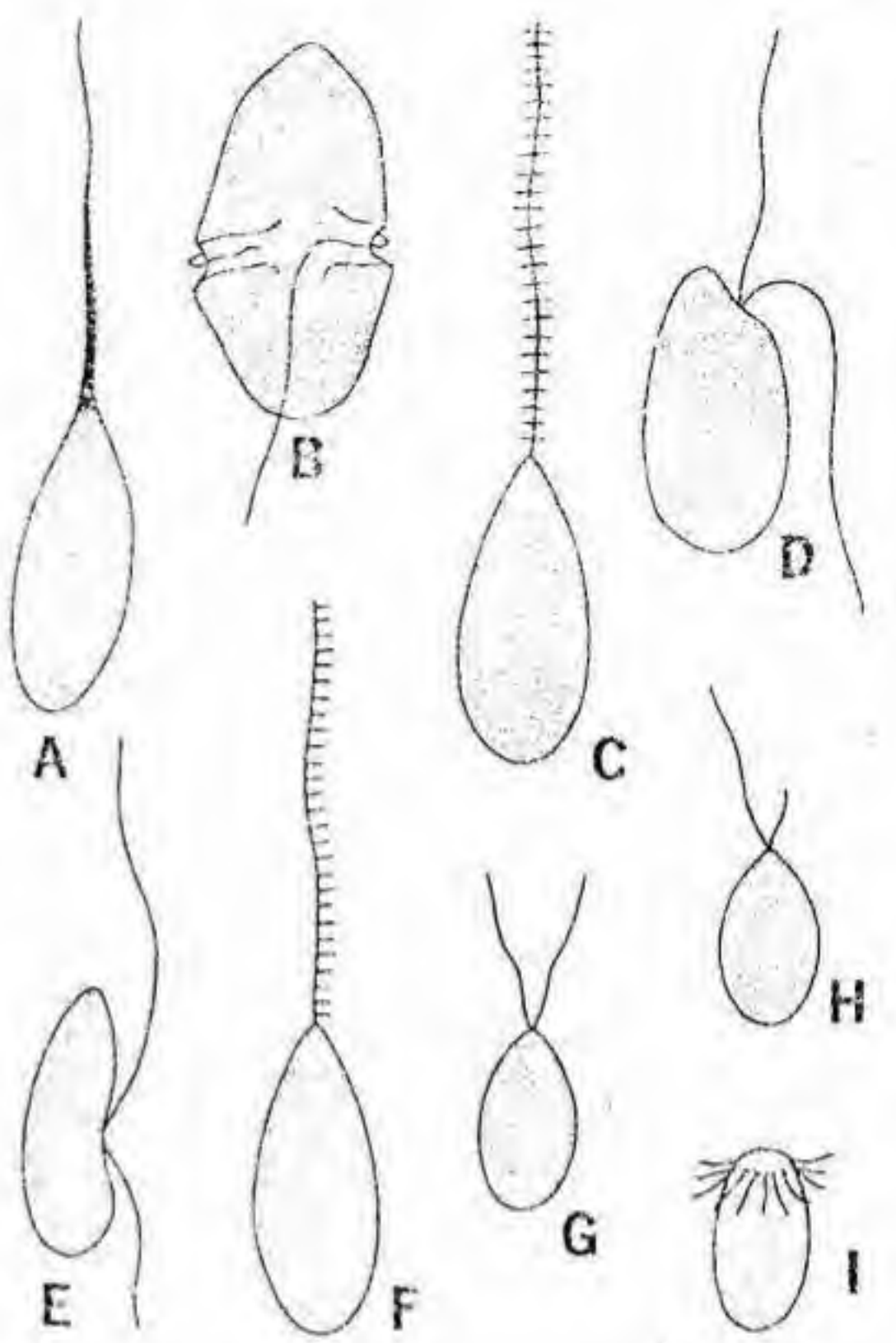


FIGURA 7-1. Tipos de dotación flagelar de las células móviles. A, C, F-I, inserción apical; B, D, E, inserción lateral; A, flagelo liso; B, flagelo equatorial y flagelo longitudinal; C, F, flagelos barbulados; G, flagelos isocontos (iguales); D, E, H, flagelos heterocontos (desiguales); I, flagelos estefanocontos (insertos en corona).

Isogamia	Anisogamia	Oogamia
<p>A</p>	<p>B</p>	<p>C</p>
<p>D</p>	<p>E</p>	<p>F</p>

FIGURA 7-2. Tipos de reproducción sexual: A-C, por lo menos un gameto móvil; A, B, ambos gametos móviles; C, gameto masculino móvil; D-F, ningún gameto móvil.

TABLA 7-1
 PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CLASES DE ALGAS

División y clase	Pigmentos	Sustancias de reserva	Dotación flagelar	Pared celular
CLANOFITOS <i>Cianofíceas</i>	clorofila <i>a</i> β -caroteno flavacina luteína mixoxantina mixoxantofila zeaxantina alofococianina c-ficoeritrina c-fucoeritrina	almidón de cianofitos (= amilopectina; ligamento α , 1-6, 1-4) cianoficina y otras proteínas; no se han citado esteroides	ninguna	celulosa pectina
PIRROFITOS <i>Pirrófitas</i>	clorofila <i>a</i> , <i>c</i> diadinoxantina diatoxantina	almidón (= amilosa = amilopectina; ligamento α , 1-4, 1-6) grasas, aceites	2 laterales (o apicales) 1 de ellos ecuatorial (aplanado o ? barbulado); 1 lon- gitudinal (liso)	celulosa pectina
<i>Euglenofíceas</i>	β -caroteno peridrina		1 de inserción lateral, barbulado	
<i>Chlorophytes</i>	α -caroteno ? zeaxantina xantoxantina zeaxantina ²			
CRIZOFITOS <i>Chlorofíceas</i>	clorofila <i>a</i> , <i>c</i> α , β -caroteno diadinoxantina diatoxantina ² zeaxantina ² fucoxantina	leucostroma (= leucostoma; ligamento β , 1-3, 1-6) fucosterol y otros ²		celulosa pectina
<i>Chlorophytes</i>	zeaxantina luteína		1-2 de inserción apical (o subapical); 1 barbulado (o ? li- so) 2 iguales, lisos 2 desiguales, subigua- les, el más largo bar- bulado	puede faltar
<i>Chlorophytes</i>	α , β -caroteno		sólo en célula repto- ductora (masculina), 1 barbulado 2-3	simplificada

Las fucodinas encontradas en las algas verdes que se han citado son en su mayor parte derivadas de la que se
 encuentra en los rodófitos y en los cianofitos.

2 Se han demostrado pocas algas examinadas para establecer generalizaciones rigurosas.

TABLA 7-1
 PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CLASES DE ALGAS (Continuación)

División y clase	Pigmentos	Sustancias de reserva	Dotación flagelar	Pared celular
FEOFITOS <i>Feofíceas</i>	clorofila <i>a</i> , <i>c</i> α , β -caroteno flavoxantina fucoxantina luteína violaxantina neoxantina	laminarina (ligamento β , 1-3, 1-6) manitol fucosterol y otros	sólo en células reproductoras 2 de inserción lateral, anterior barbulado, posterior liso 1 anterior barbulado	celulosa pectina ácido algínico (algina) fucoidina
RODÓFITOS <i>Rodofíceas</i>	clorofila <i>a</i> , ? <i>d</i> α , β -caroteno luteína ? zeaxantina zeaxantina alofococianina b-, c-, r-ficoeri- trina b-, c-, r-fucoeritrina	almidón de florídea (= amilopectina; ligamento α , 1-4, 1-6, + α , 1-3) floridósido manoglicerato colesterol ³ fucosterol sitosterol	ninguna	celulosa pectina mucilagos di- versos (agar, carrage- enina, xila- na) manana (algunas con carbonato cálcico o magnesio)
XANTOFITOS <i>Xantofíceas</i>	clorofila <i>a</i> β -caroteno xantofila		2, de inserción apical	
<i>Chloromonada- fíceas</i>	clorofila ? <i>a</i>	crisolaminarina leucostroma; ligamento β , 1-3, 1-6) sitosterol	desiguales, el largo barbulado y el cor- to, liso	celulosa pectina
<i>Chloromonada- fíceas</i>		aceite	iguales o desiguales; hacia delante, 1 bar- bulado hacia atrás ? liso	en general falta
EUGLENO- FITOS <i>Euglenofíceas</i>	clorofila <i>a</i> , <i>b</i> β -caroteno anteraxantina astaxantina neoxantina	paramilo (= para- milum; ligamento β , 1-3) ergosterol	1 (2 ó 3) de inserción apical, lisos, barbulados, con única hilera de mastigonemas	en general falta ? pectina
CLORO- FITOS	clorofila <i>a</i> , <i>b</i> β -caroteno	almidón (= amilosa + amilopectina; ligamento α , 1-4, 1-6)	2, de inserción apical, iguales, lisos	celulosa pectina (en ocasiones con carbona- to cálcico)
CLORO- FICEAS	zeaxantina astaxantina luteína neoxantina alofococianina ⁴ violaxantina zeaxantina	ergosterol fucosterol sitosterol y otros	longitud 4, 8, o una corona de flagelos	manana mucilagos (xilana) quitina
<i>Ceratophyceas</i>	γ -caroteno ficopéna		sólo en células re- productoras masculinas	

3 Casi todas las especies del género contienen colesterol, pero las especies de *Gracilaria* contienen en su lugar sitosterol o
 fucosterol.

4 Sólo en las formas filamentosas.

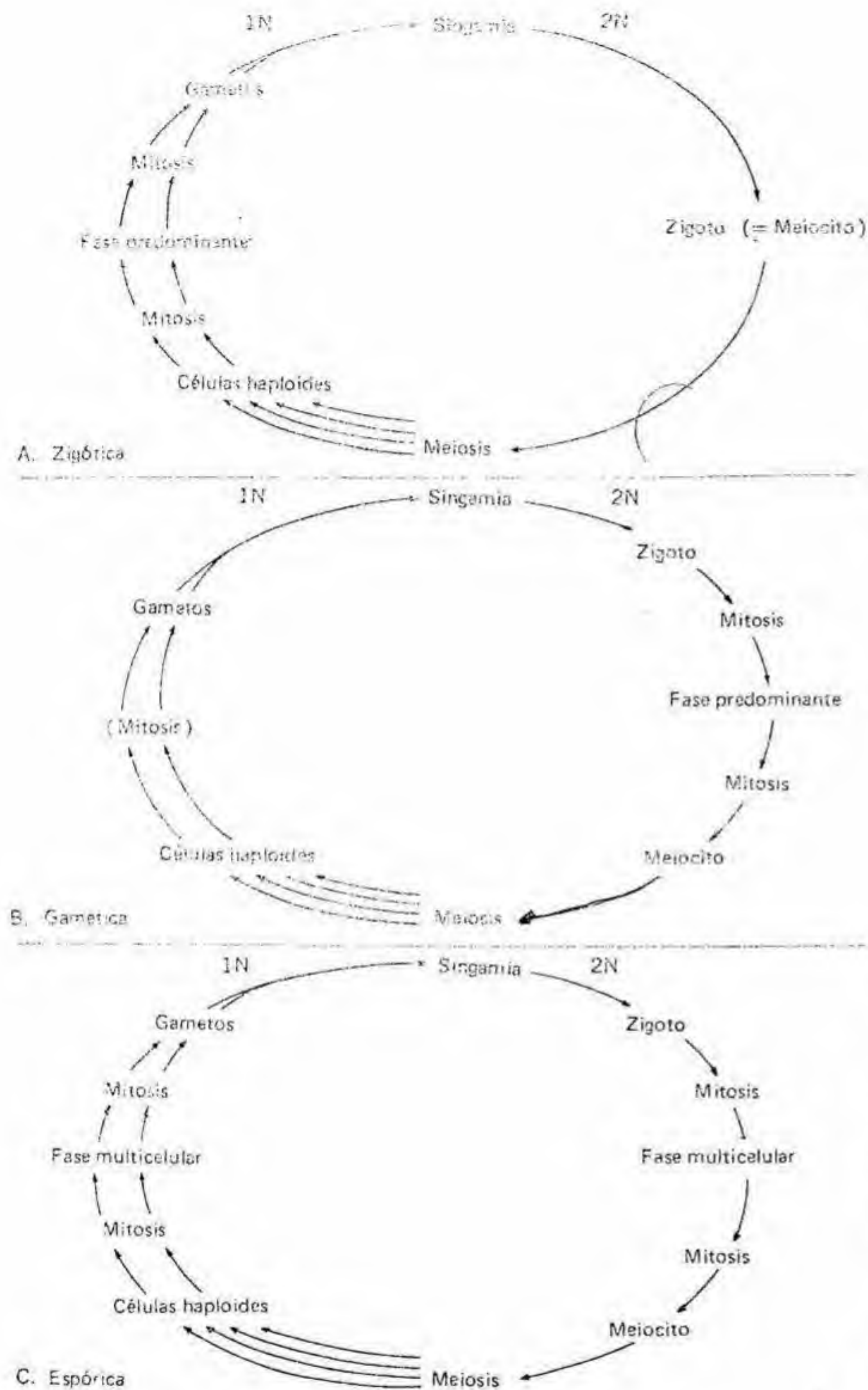


FIGURA 7-3 Tipos de alternancia de generaciones. A, *meiosis zigótica*: la fase predominante es haploide, el cigoto es la única fase diploide y actúa como meiocito. B, *meiosis gamética*: la fase predominante es diploide, la meiosis se realiza en cuatro células haploides que pueden funcionar directamente como gametos o dividirse mitóticamente para producir gametos. C, *meiosis esporica*: la fase haploide alterna con la fase diploide, con varias divisiones mitóticas en cada generación.

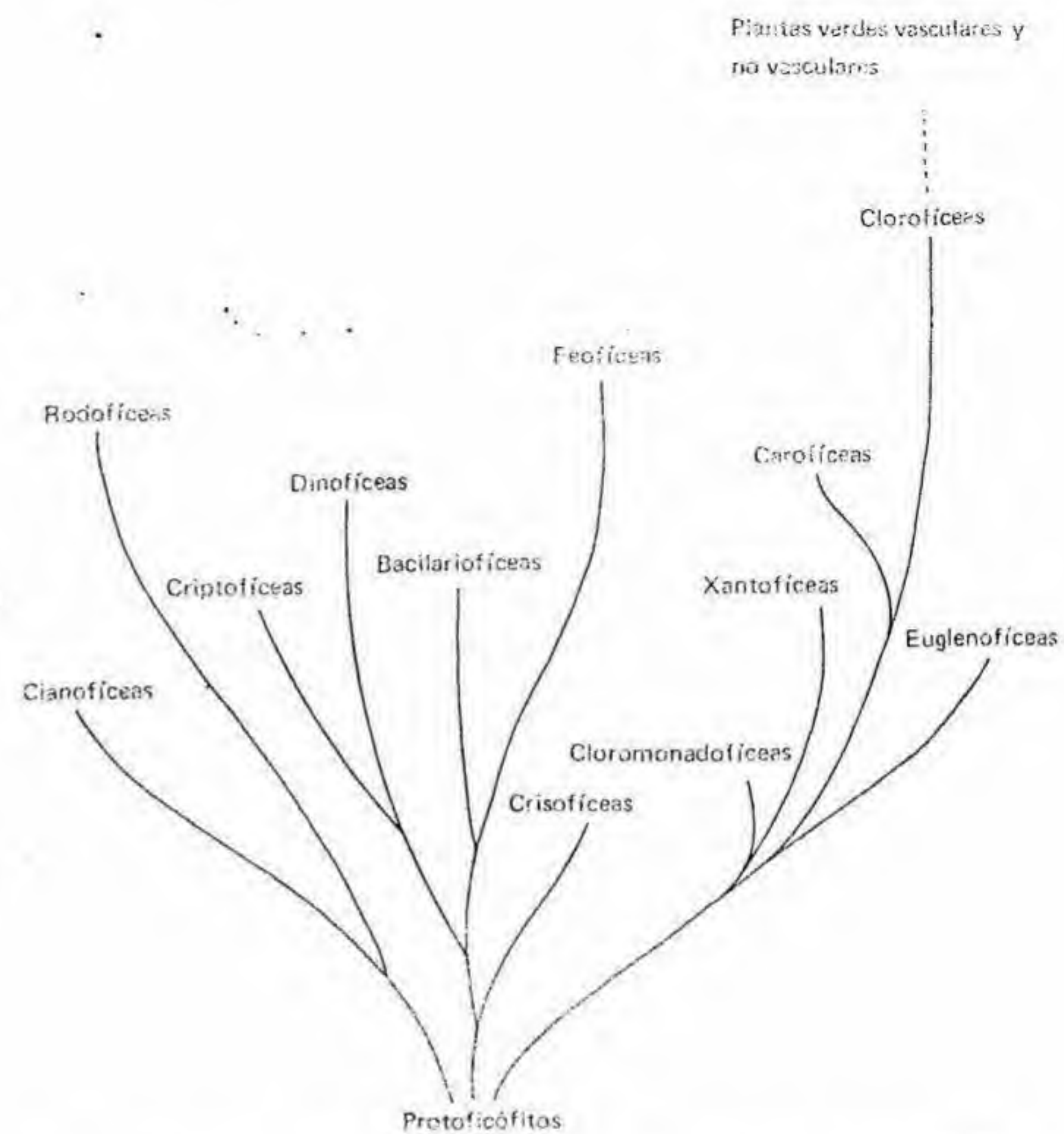


FIGURA 7-4 Diagrama de las posibles relaciones y disposición filogenética de las clases de alga.

amiláceos de los rodófitos, cianófitos y pirrófitos por el tipo de enlace entre las moléculas de glucosa. Otro parecido entre los feófitos y los crisófitos se encuentra en la presencia en ambos grupos de un flagelo liso y otro barbulado. Si todas estas formas han evolucionado a partir de un progenitor común es asunto altamente debatible, aunque existen por lo menos dos conjuntos claramente distintos.

También las algas que carecen de pigmentos enmascaradores poseen diversidad morfológica, aunque probablemente no tanta como la propia de las clases estudiadas hasta aquí. Todas las algas fotosintetizadoras poseen clorofila *a*. Pero algunas de estas algas de coloración verde pueden poseer exclusivamente esta clorofila común a todas (los xantófitos). Además de ella, en los clorófitos (algas verdes) y en los euglenófitos se encuentra clorofila *b*. Es posible que estas algas

hayan tenido un antecesor común, a partir del cual habrían derivado tres líneas de distinta evolución. Las xantofíceas almacenan crisolaminarina y, probablemente, han derivado de la línea crisófitos-feófitos desde tiempos bastante remotos. Los euglenófitos divergieron probablemente poco tiempo después de la aparición de la clorofila *b*. Cosa de gran interés: algunos de los euglenófitos poseen los mismos enzimas glucidolíticos que los feófitos, y el principal compuesto de reserva de los euglenófitos es también parecido al almidón.

En diversas clases de algas es evidente que se ha realizado una evolución paralela de los tipos morfológicos. En varias divisiones, las variaciones parecen haber tenido lugar de forma independiente, originando paralelamente formas rizopodiales, flageladas, palmeloides, cocoides, filamentosas y sifonadas.

La mayoría de los botánicos consideran que

el grupo de los clorófitos es el que con mayor probabilidad ha representado el arranque de las plantas superiores. Algunos géneros modernos de las clorofíceas presentan características que apoyan la hipótesis de que las plantas verdes (vasculares y no vasculares) evolucionaron a partir de algún precursor perteneciente a las algas verdes o de constitución parecida. Las carofíceas represen-

tan una serie evolucionaria que divergió pronto de los antecesores de las clorofíceas. Algunos botánicos han considerado que es posible que las carofíceas hayan originado a los briófitos. En el capítulo 15 profundizaremos más en la discusión de estas relaciones.

La figura 7-4 es un diagrama de las relaciones entre las algas y su disposición filogenética.

BIBLIOGRAFIA

- Blum, J. L., "The Ecology of River Algae" *Bot. Rev.*, 22: 291-341 (1956).
- Bold, H. C., "The Cultivation of the Algae" *Bot. Rev.*, 8: 69-138 (1942).
- *Morphology of Plants*. Nueva York: Harper & Row, editores (1957). Págs. 11-138.
- Burlew, J. S. (Ed.), *Algal Culture from Laboratory to Pilot Plant*. Publ. Núm. 600. Washington, D. C.: Carnegie Institute (1953).
- Carson, R. C., *The Sea Around Us*. Nueva York: Oxford University Press (1951).
- Chapman, V. J., *Seaweeds and Their Uses*. Londres: Methuen & Co. Ltd. (1950).
- *The Algae*. Londres: Macmillan & Co. Ltd. (1962).
- Chase, F. M., "Useful Algae". *Ann. Rept. Smithsonian Inst.* (1941): 401-452 (1942).
- Coker, R. E., *This Great and Wide Sea*. Chapel Hill: University of North Carolina Press (1947).
- Davis, C. C., *The Marine and Freshwater Plankton*. East Lansing: Michigan State University Press (1955).
- Dawson, E. Y., *How to Know the Seaweeds*. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co. (1956).
- Dittmer, H. C., *Phylogeny and Form in the Plant Kingdom*. Princeton, N. J.: D. Van Nostrand Co., Inc. (1960). Págs. 11-160.
- Edmondson, W. T. (Ed.), *Freshwater Biology*, 2.^a ed. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1959). ("Mixophyceae", por F. Drouet, págs. 95-114, figs. 5.1-5.43; "Algae", por R. H. Thompson, págs. 115-170, figs. 6.1-6.428; "Bacillariophyceae", por R. Patrick, págs. 171-189, figs. 7.1-7.57.)
- Fogg, G. E., *The Metabolism of Algae*. Londres: Methuen & Co. Ltd. (1953).
- Frey, D. G. (Ed.), *Limnology in North America*. Madison, Wisc.: University of Wisconsin Press (1963).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935).
- *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press (1945).
- Guberlet, M. L., *Seaweeds at Ebb Tide*. Seattle: University of Washington Press (1956).
- Hardy, A. C., *The Open Sea*. Cambridge: Houghton Mifflin Co. (1956).
- Harvey, H. W., *The Chemistry and Fertility of Sea Waters*, 2.^a ed. Cambridge: Cambridge University Press (1960).
- Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pts. 1-5. In Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1938-1961).
- Jackson, D. F. (Ed.), *Algae and Man*. Nueva York: Plenum Press, Inc. (1964).
- Johnson, J. H., *Limestone-building Algae and Algal Limestones*. Golden, Colo.: Colorado School of Mines (1961).
- Lewin, R. A. (Ed.), *Physiology and Biochemistry of Algae*. Nueva York: Academic Press, Inc. (1962).
- Lund, J. W. G. y Talling, J. F., "Botanical Limnological Methods with Special Reference to the Algae". *Bot. Rev.*, 23: 489-583 (1957).
- Moore, H. B., *Marine Ecology*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1958).
- Palmer, C. M., *Algae in Water Supplies*. U. S. Dept. Health Service Publ. Núm. 657. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office (1959).
- Papenfuss, G. F., "Classification of the Algae". En *A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853-1953*. San Francisco: California Academy of Sciences (1955). Págs. 115-224.
- Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vols. 1-7, 9-12. Jena: G. Fischer (1913-1932).
- Prescott, G. W., *How to Know the Freshwater Algae*. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co. (1954). (1913-1932).
- "A Guide to the Literature on Ecology and Life Histories of the Algae". *Bot. Rev.*, 22: 167-240 (1956).
- *Algae of the Western Great Lakes Area*, Rev. Ed. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co. (1962).
- Pringsheim, E. G., *Pure Cultures of Algae*. Cambridge: Cambridge University Press (1949).
- Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*, 2.^a ed. Vols. 7, 10-14. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1930-1944).
- Ruttner, F., *Fundamentals of Limnology*, 3.^a ed. (Traducido por D. G. Frey y F. E. J. Fry.) Toronto: University of Toronto Press (1963).
- Scagel, R. F., *Marine Plant Resources of British Columbia*. Fisheries Research Board Bull. Núm. 127. Ottawa: Queens Printer (1961).
- Smith, G. M., *Marine Algae of the Monterey Peninsula, California*. Palo Alto, Calif.: Stanford University Press (1944).
- *The Freshwater Algae of the United States*, 2.^a ed. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1950).
- (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951).
- *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 12-345.
- Starr, R. C., "Culture Collection of Algae". *Am. J. Bot.*, 51: 1013-1044 (1964).
- Taylor, W. R., *Marine Algae of the Northeastern Coast of North America*, 2.^a ed. Ann Arbor: University of Michigan Press (1957).
- *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas*. Ann Arbor, Mich.: University of Michigan Press (1960).
- Tiffany, L. H., *Algae, the Grass of Many Waters*, 2.^a ed. Springfield, Mo.: Charles C. Thomas, editor (1958).
- y Britton, M. E., *The Algae of Illinois*. Chicago: University of Chicago Press (1952).
- Tilden, J. E., *The Algae and Their Life Relations*. Minneapolis: University of Minnesota Press (1935).
- Tressler, D. K. y Lemon, J. M., *Marine Products of Commerce*, 2.^a ed. Nueva York: Reinhold Publishing Corp. (1951).

- Tryon, C. A. y Harman, R. T. (Eds.), *The Ecology of Algae; the Pymatuning Symposium in Ecology*. Special Publ. Núm. 2. Pymatuning Laboratory, Pittsburg. University of Pittsburg Press (1969).
- Tseng, C. K., *Phycollolids: Useful Seaweed Polysaccharides*. Págs. 629-734. En Alexander, J., *Colloid Chemistry*. Vol. 6. Nueva York: Reinhold Publishing Corp. (1946).

8

DIVISIÓN CIANÓFITOS

En la clase única de las cianofíceas, pertenecientes a los cianófitos (*algas azules*), hay más de 150 géneros con unas 1500 especies. Algunos autores incluyen estas algas en la clase mixofíceas, perteneciente a los mixófitos; otros las consideran relacionadas con los bacterios y las clasifican dentro de la clase esquizofíceas, perteneciente a la división esquizomicófitos. En este texto las consideraremos como una división independiente, más próxima a los grupos de algas, aunque, después de las investigaciones que se están llevando a cabo, sus afinidades con los bacterios no pueden ser ignoradas.

ESTRUCTURA CELULAR

La pared celular de las algas azules está compuesta, por lo menos, por dos capas (figs. 8-1 A, 2, 3 A, B). La capa más próxima al protoplasto está con frecuencia estratificada y puede estar constituida por celulosa. Sobre ella se encuentra una capa mucilaginosa péctica de espesor variable. Algunas veces existe una gruesa vaina mucilaginosa externa, probablemente de naturaleza péctica o con un cierto contenido en hemicelulosa, segregada por la célula. La vaina puede ser muy espesa, estratificada o intensamente coloreada; puede presentar color amarillo, pardo, rojo, azul o violeta; hasta cierto punto, el color depende de los iones hidrógeno, o pH, o del medio, o sustrato, así como de la presencia de numerosos pigmentos.

La célula en sí posee pocas de las diferenciaciones celulares características de las plantas en general. Al microscopio lumínico el protoplasto parece estar constituido por una porción interior

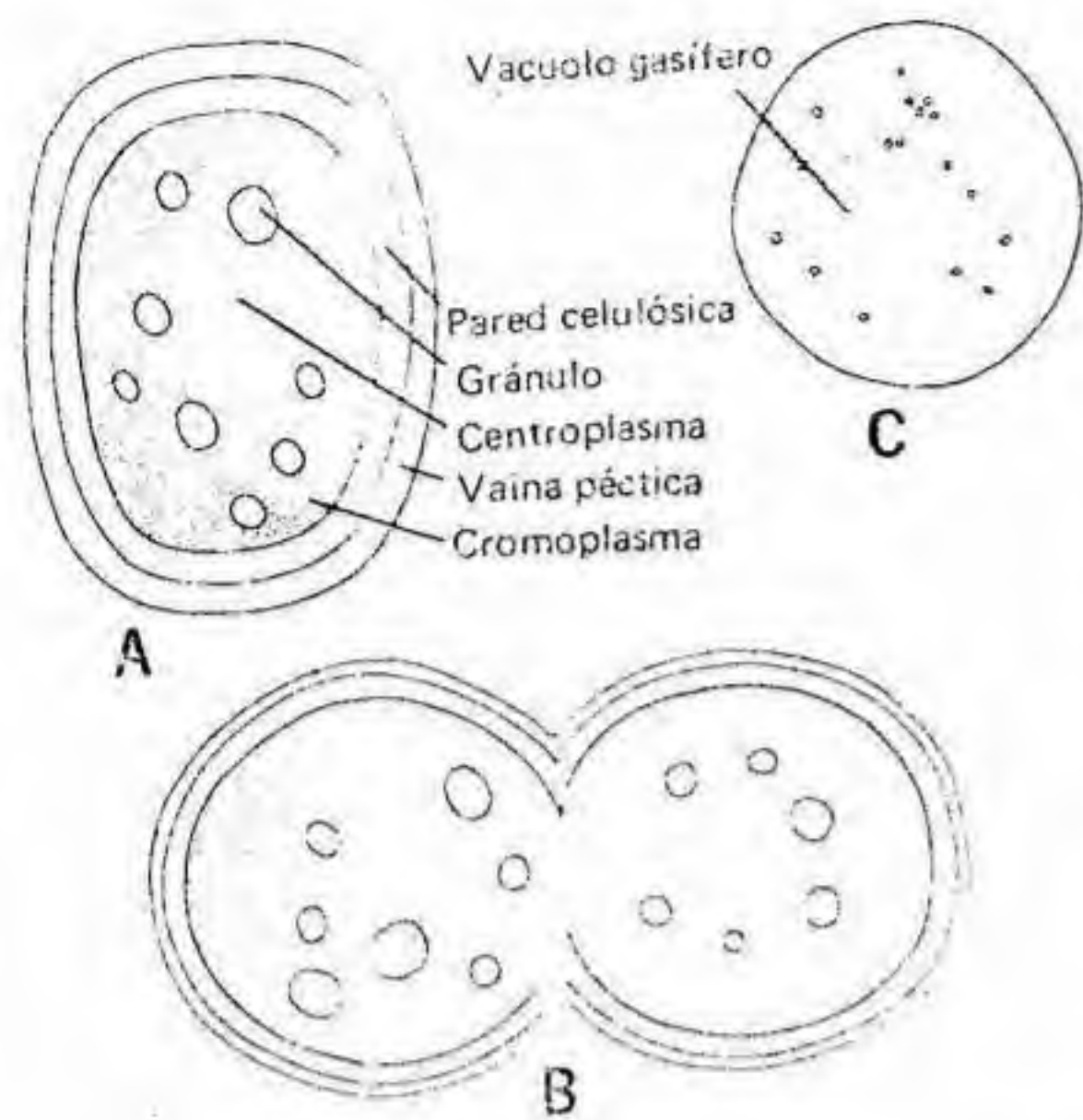


FIGURA 8-1 Células típicas de los cianófitos. A, fase vegetativa, X 575; B, en fase de división, X 500; C, célula aislada de *Microcystis*, mostrando un vacuólo gasífero, X 1500.

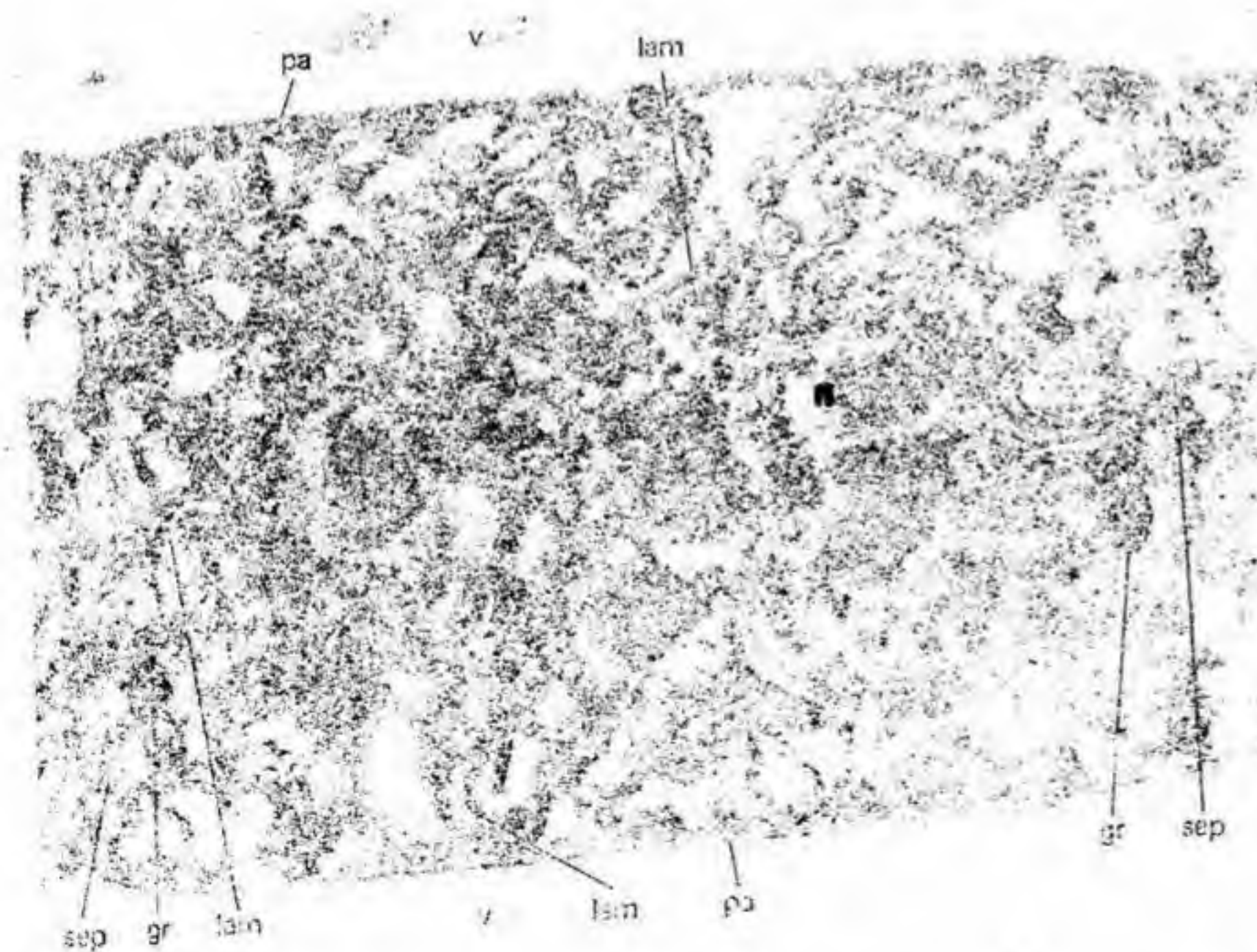


FIGURA 8-2 Micrografía electrónica de una célula de *Calothrix parvula*, X 22 500. n, nucleoplasma; lam, láminas fotosintéticas; gr, gránulos; pa, peripla; v, vacuola; sep, septo. (Fotografía cedida por H. Mis y R. N. Singh, y con permiso del *Journal of Biophysical and Biochemical Cytology*.)

incolora, denominada centroplasma, y por otra región externa pigmentada, denominada cromoplasma. No existe vacuólo central ni núcleo organizado con membrana nuclear y nucléolos. Existen diversas opiniones sobre la organización exacta del material nuclear, que puede estar distribuido por toda la célula o limitado a la región del centroplasma. Se ha afirmado que el material nuclear se encuentra en forma de partículas con aspecto de bastoncitos o en forma de un retículo laxo. Todas las descripciones de cromosomas y de formación de husos acromáticos, como los que se conocen en otras plantas, han sido desacreditadas. Esta ausencia de diferenciación del protoplasto en orgánulos celulares es parecida a la de los bacterios.

Los pigmentos del cromoplasma no se encuentran en plastidios bien delimitados. La estructura de la región del cromoplasma, como ha podido verse al microscopio electrónico, parece estar reducida a un retículo granular y contiene el material nuclear, los pigmentos, sobre láminas submicroscópicas y numerosas inclusiones de otro tipo (fig. 8-2, 3 A, B). Entre estas

inclusiones se encuentran las reservas alimenticias, que están almacenadas en forma de glúcidos y proteínas. Dichos glúcidos suelen denominarse almidón de cianófitos, se trata de la amilopectina o componente ramificado del almidón. También se encuentran gránulos proteicos hialinos, denominados algunas veces gránulos de cianoficina. Se ha citado la existencia de grasa o de gotitas lipídicas pero no se han aislado esteroides específicos. Las micrografías electrónicas (fig. 8-2, 3 A, B) ponen de manifiesto que los pigmentos difusos se encuentran sobre pequeñas laminillas fotosintéticas. En algunos casos estas laminillas son abiertas y forman vesículas; sin embargo, no se ha observado la presencia de cloroplastos bien definidos.

La clorofila *a* es el único pigmento verde existente. Junto con él se encuentran carotenos, xantofilas y ficobilinas proteináceas. El principal caroteno es β -caroteno; las principales xantofilas son la flavaxina, mixoxantina, mixoxantofila, luteína y zeaxantina. De las tres ficobilinas que se encuentran en las algas azules, la *c*-ficocianina, azul, está siempre presente. La *e*-ficocitrina, roja, y la *a*-ficocianina, azul, pueden encontrarse en algunos casos. La presencia conjunta de la clorofila y de la *c*-ficocianina confiere a muchos de los cianófitos su típico color verde-azulado. Estas algas pueden aparecer rojizas cuando contienen *e*-ficocitrina en cantidad considerable, aunque en algunos casos esta coloración rojiza es debida a pigmentos no ficobilínicos existentes en la vaina.

En determinadas condiciones pueden encontrarse en la célula pequeños vacuólos gaseosos esféricos o irregulares (fig. 8-1 C). Dichas estructuras se hacen particularmente visibles en las especies flotantes de géneros como *Microcystis*¹, *Aphanizomenon* y otros. Se ha afirmado que estos vacuólos gaseosos sirven como mecanismo de flotación y permiten al alga permanecer sobre o cerca de la superficie en condiciones de iluminación óptimas. Estos vacuólos han sido también interpretados como indicadores de condiciones de crecimiento no satisfactorias.

La división celular se produce mediante escisión del protoplasto producida por crecimiento centrípeto de la capa interna de la pared celular. Según parece, el nuevo septo corta la célula por la mitad dividiendo su contenido en dos partes

¹ Los nombres genéricos usados para los cianófitos se basan en Smith (1959) y Prescott (1962). No se han utilizado en ningún caso los taxones propuestos por Drouot y Daily (1956) y por Strömer (1959).

iguales (figs. 8-1 B, 3 A, B). No se observan movimientos regulares de material nuclear, y la división es amitótica.

MOVIMIENTO

Nunca se encuentran células flageladas, aunque, en algunas especies filamentosas desprovistas de vaina (como en *Oscillatoria* y *Spirulina*), el talo muestra un cierto movimiento. Este movimiento puede ser un simple deslizamiento o un deslizamiento combinado con rotación según un eje longitudinal, hasta cierto punto parecido al de las mixobacteriales (véase cap. 6). La velocidad y la dirección del movimiento depende, en algunos casos, de la iluminación y de la temperatura. Se han propuesto diversas teorías para explicar estos movimientos que se basan en: corrientes del protoplasma dentro de la célula; secreción de materiales mucilaginosos por parte de la célula, y ondas rítmicas longitudinales provocadas por contracciones y expansiones alternadas de la membrana celular a lo largo de la longitud del filamento, debidas a cambios osmóticos. Otra teoría bien conocida relaciona el movimiento de deslizamiento con un sistema dinámico de oscilaciones (a escala submicroscópica), integrado por fibrillas protoplasmáticas de naturaleza proteica. Según esta teoría, las fibrillas unidas a la superficie provocan una traslación del mucilago segregado que causa el movimiento de deslizamiento.

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Para los miembros de los cianófitos se han propuesto un cierto número de sistemas de clasificación. Debido a que estas algas carecen de diferenciación celular y poseen morfología simple, son pocas las características que sirven para diferenciar claramente los niveles superiores de clasificación. Esto es especialmente cierto a nivel de la diferenciación en órdenes, puesto que, dependiendo de los autores, éstos se han fijado en tres, cuatro o cinco. Así, existen ciertas diferencias de opinión concernientes a la validez de algunos de los órdenes, subórdenes y familias propuestos. Sin embargo, parece ser que existen dos claras líneas morfológicas de evolución: el tipo filamentoso y el no filamentoso (véase fig. 8-4). El miembro más sencillo de esta división,

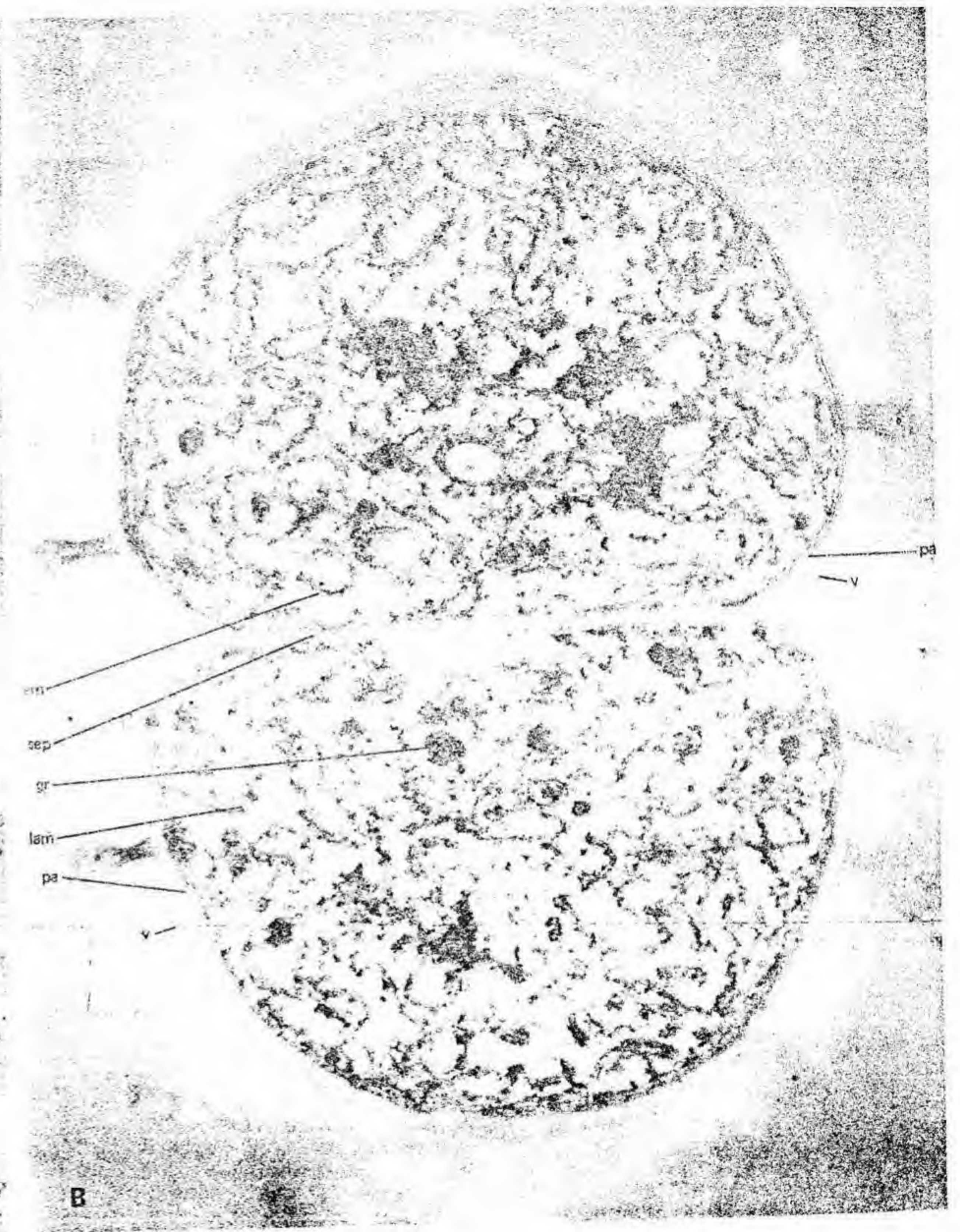
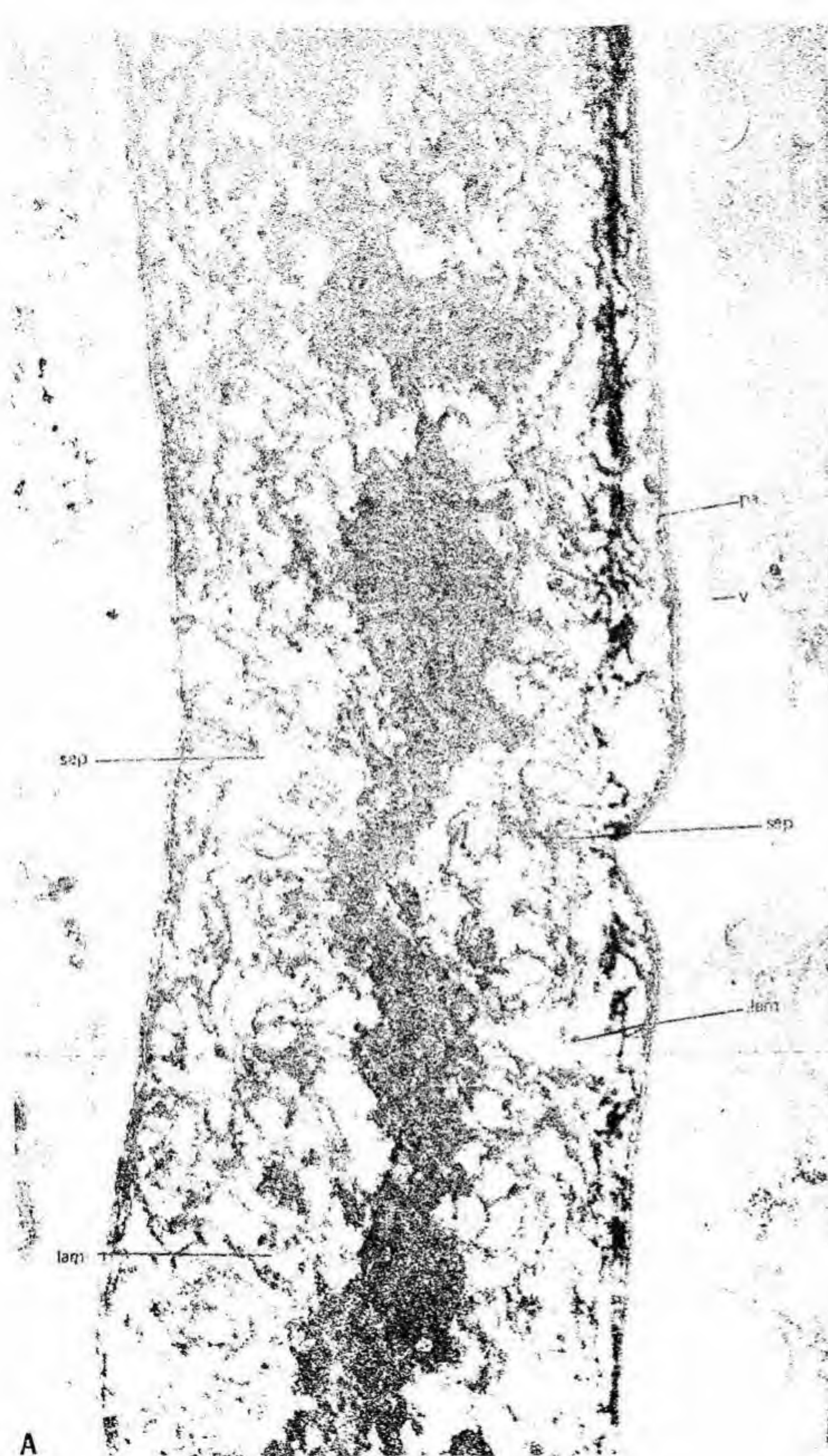


FIGURA 8-3 Micrografías electrónicas de células de *Mastigocladus laminosus*: A, fase inicial de la división celular, con invaginación del nuevo septo, x 24 800; B, al término de la división celular, x 29 000. Los símbolos son los mismos que en la figura 8-2. (Fotografías cedidas por J. A. Chapman y M. R. J. Salton, y con permiso de *Archiv für Mikrobiologie*.)

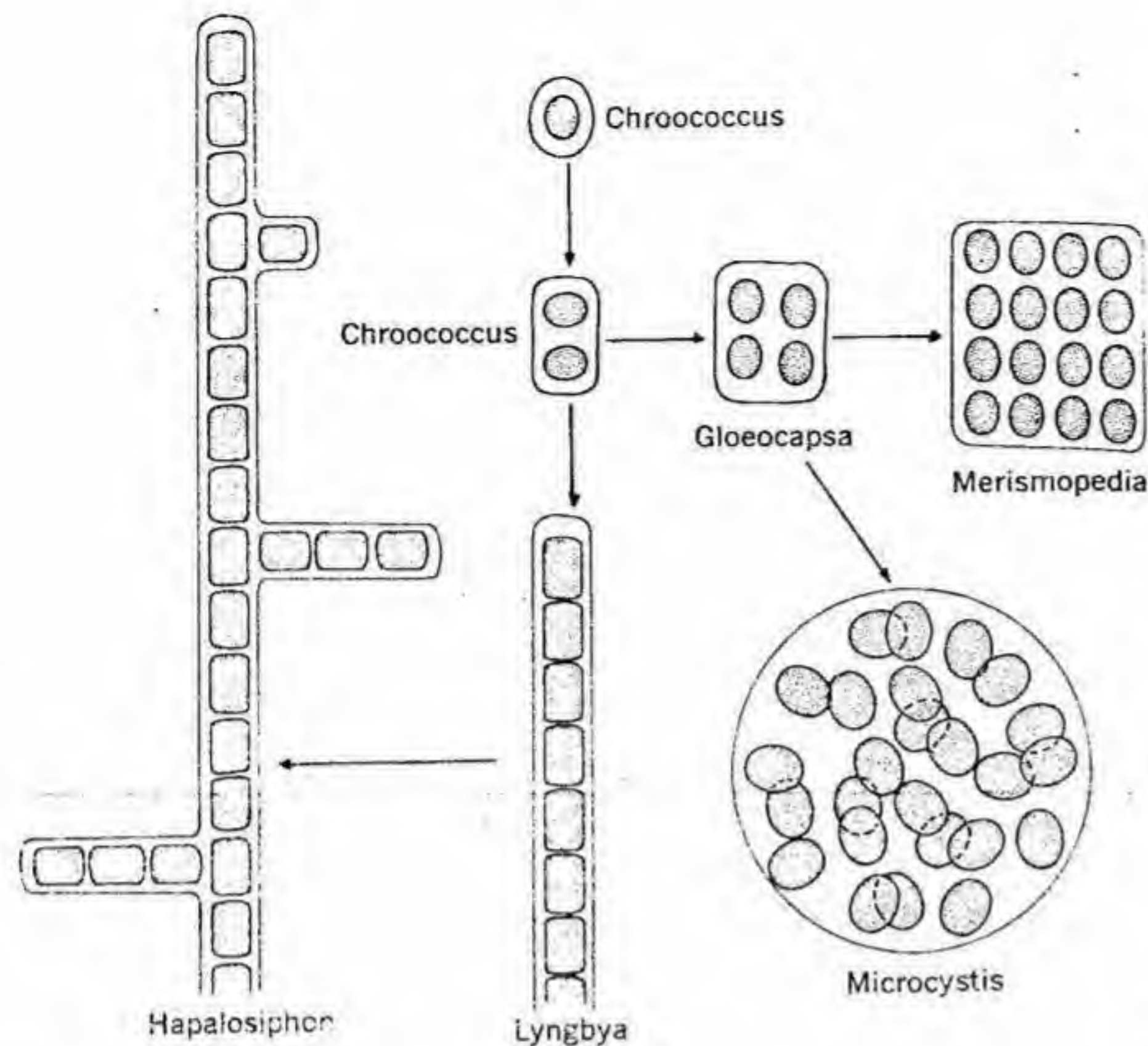


FIGURA 8-4 Diagrama de las posibles líneas de evolución de los cianófitos a través de la división celular según planos regulares e irregulares.

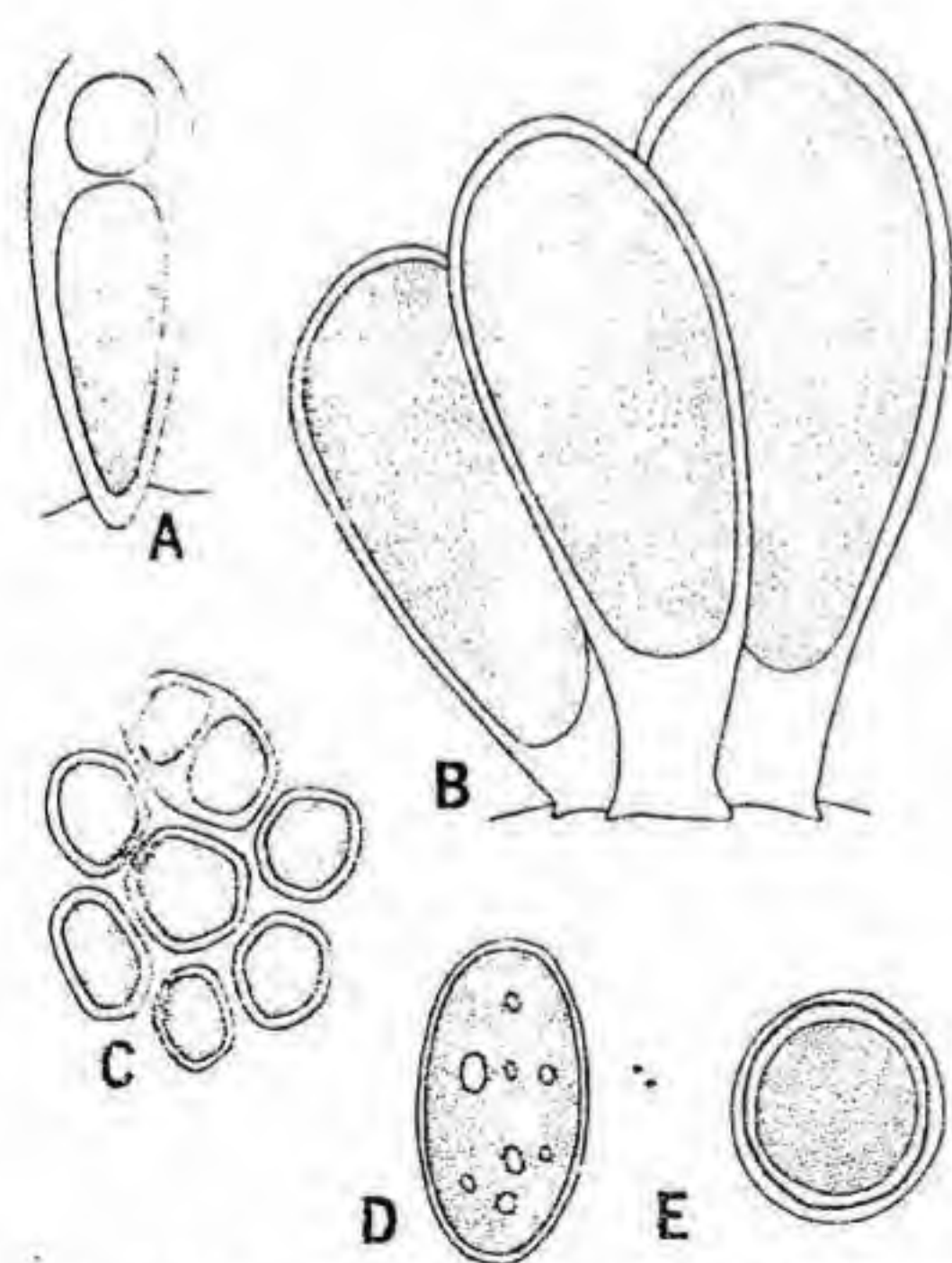


FIGURA 8-5. Cianófitos unicelulares: A, *Chamaesiphon*, x3000; B, *Dermocarpa*, x1000; C, *Pleurocapsa*, x830; D, *Synechococcus*, x630; E, *Chroococcus*, x415.

desde el punto de vista morfológico, debe corresponder a una forma unicelular flotante, como *Chroococcus* o *Synechococcus* (fig. 8-5 D, E). Cuando una célula de estas formas unicelulares alcanza un cierto tamaño, si las condiciones son apropiadas se divide y se separa inmediatamente, dando origen a dos nuevos individuos. Otra alga unicelular, *Chamaesiphon*, está unida al sustrato y presenta una ligera diferenciación en el sentido de base y ápice (fig. 8-5 A). Algunos de estos tipos unicelulares fijos al sustrato pueden formar pequeños grupos, como *Dermocarpa* (fig. 8-5 B), o agregados densos, como *Pleurocapsa* (fig. 8-5 C), sobre diversos sustratos. Partiendo del tipo unicelular, probablemente han derivado formas coloniales. Una línea de evolución ha conducido a las formas no filamentosas (denominadas palmeloides), y otra a los tipos filamentosos. Ambas han aparecido a partir del mismo grupo primitivo unicelular, pero siguiendo líneas divergentes (fig. 8-4).

El tipo de colonia más sencillo, representado por *Gloeocapsa* y *Gloeotheca* (fig. 8-6 B, C), corresponde a células que permanecen reunidas

entre sí después de su división. Cada una de las células está encerrada dentro de una pared delimitada y todas las células de la colonia están incluidas en una vaina gelatinosa común. La colonia palmeloide suele fragmentarse antes de que se produzcan más de cuatro u ocho células. En *Merismopedia* (fig. 8-6 F), las células se dividen regularmente en sólo dos planos. Las células se mantienen unidas entre sí formando un conjunto monoestratificado de células, **monostromático**. Si se producen divisiones regulares en las tres direcciones del espacio, se produce una colonia cúbica del tipo de *Eucapsis* (fig. 8-6 A). En algunos casos, los planos de división son irregulares y las células se orientan de una manera completamente difusa, como el *Microcystis* (fig. 8-6 D, E). En este género, algunas especies forman pequeñas colonias esféricas (fig. 8-6 E) y otras forman colonias de grandes dimensiones, difusas, reticuladas o claviformes, que contienen miles de células (fig. 8-6 D). Las células están unidas entre sí por una extensa vaina mucilaginosa. En estas colonias laxamente organizadas, las células deben considerarse como individuos separados, puesto que la colonia no presenta ningún tipo de diferenciación.

En la línea de evolución hacia los tipos filamentosos, existen formas simples y no ramificadas y formas ramificadas. En esta serie, las divisiones celulares se producen en un solo plano, en las formas no ramificadas (fig. 8-7 C, K, L). Sus filamentos pueden estar libres o agregados en varios tipos de masas mucilaginosas de forma regular o irregular. Estas masas suelen presentar aspecto de almohadillas o de pelotas, que pueden ser libremente flotantes o fijas a diversos sustratos. En *Nostoc*, los filamentos no ramificados (fig. 8-7 C) están reunidos en el seno de una matriz mucilaginosa, que produce un cuerpo de considerable tamaño (fig. 8-8). En *Schizothrix* (fig. 8-7 D), varios filamentos no ramificados se mantienen reunidos en haces paralelos dentro de una vaina común. Aunque en las formas ramificadas las divisiones se realizan principalmente en un solo plano, de vez en cuando las células se dividen longitudinalmente en un segundo plano. De este modo, puede producirse un talo ramificado **uniseriado**, como en *Hapalosiphon* (fig. 8-7 B), o un talo ramificado **multiseriado**, como en *Stigonema* (fig. 8-7 G, I). La ramificación de este tipo se denomina **ramificación verdadera**. En algunos de estos géneros, como en *Hapalosiphon*, y como resultado de una división celular incompleta por parte del septo producido, se forman entre las

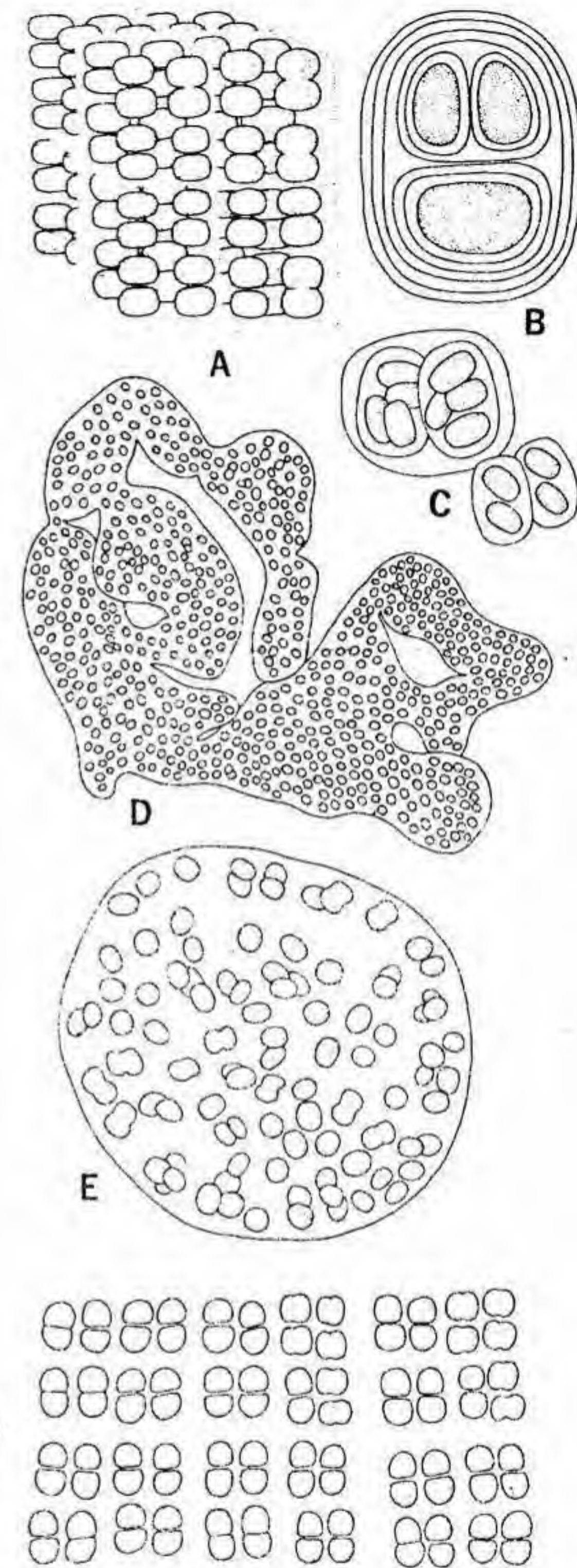


FIGURA 8-6. Cianófitos coloniales o palmeloides: A, *Eucapsis*, x690; B, *Gloeocapsa*, x2250; C, *Gloeotheca*, x1235; D, una especie grande e irregular de *Microcystis*, x325; E, una pequeña especie redondeada de *Microcystis*, x555; F, *Merismopedia*, x1175.

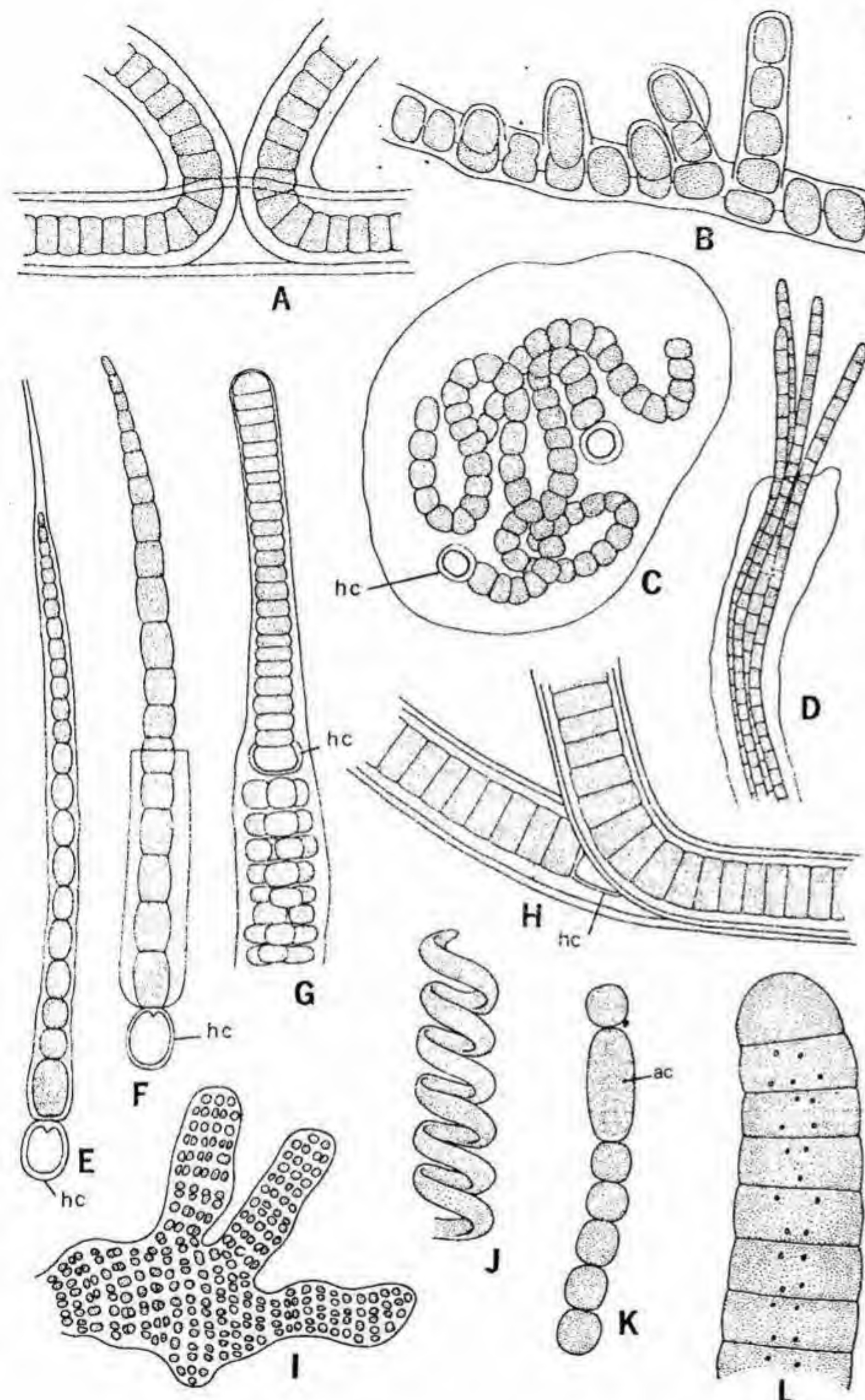


FIGURA 8-7 Cianófitos filamentosos: A, H, con falsa ramificación; B, G, I, ramificación verdadera. A, *Scytonema*, x 570; B, *Hapalosiphon*, x 1180; C, pequeña colonia de *Nostoc*, x 1000; D, *Schizothrix*, con varios tricomas encerrados en una sola vaina, x 1000; E, *Rivularia*, con un heterociste basal, x 1095; F, *Gloeotrichia*, con un heterociste basal, x 1100; G, *Stigonema*, x 500; H, *Tolypothrix*, x 915; I, *Stigonema*, x 170; J, *Spirulina*, x 1800; K, *Cylindrospermum*, con un gran acinet subterminal, x 880; L, *Oscillatoria*, x 2355. hc, heterociste; ac, acinet.

células plasmodesmos primarios o protoplásmicos claramente visibles (fig. 8-7 B).

En los pocos géneros en donde se encuentra la denominada falsa ramificación (como en *Scytonema* y *Tolypothrix*; fig. 8-7 A, H), el filamento se rompe simplemente por algún punto, y uno o los dos extremos resultantes de la ruptura crece hacia fuera de la vaina formando una "ramificación". La ruptura puede ser debida a la muerte de una célula intercalar o al crecimiento excesivo del filamento en el interior de la vaina (fig. 8-7 A, H).

En la mayoría de las especies filamentosas, la división y crecimiento celulares tienen lugar en cualquier punto del filamento, pero, en algunos géneros, la división celular puede estar localizada de modo dominante en la región apical. En las formas atenuadas, como en *Rivularia* (fig. 8-7 E), la división y el crecimiento pueden quedar limitados a una región intercalar próxima a la larga célula terminal que podíamos denominar "pelo". Puede considerarse que estas formas con crecimiento localizado poseen tipos primitivos de meristemas intercalares.

En muchas de las especies filamentosas, los filamentos tienen un diámetro uniforme en toda su longitud, como en el caso de *Oscillatoria* (fig. 8-7 L). Pero en otras, como en *Rivularia* (fig. 8-7 E), los filamentos se adelgazan de forma gradual a partir de una célula proximal de gran tamaño, algunas veces fija al sustrato, o una célula en forma de pelo. En *Oscillatoria*, las células tienen una longitud uniforme a lo largo de todo el filamento. Pero en *Rivularia*, además de ser progresivamente atenuada, las células más próximas al borde libre del filamento son en general tanto más largas cuanto más estrechas son. En algunos géneros, las células tienen un tamaño uniforme en toda su longitud, aunque las células terminales están normalmente adelgazadas en el ápice. Diversas especies pueden separarse entre sí sobre la base de sus dimensiones celulares (las células cortas y anchas se oponen a las largas y estrechas). La mayor parte de los géneros filamentosos son más o menos rectilíneos, pero otros, como *Spirulina*, presentan forma espiral (fig. 8-7 J).

REPRODUCCION

El principal tipo de reproducción vegetativa es la fragmentación. Pero además se producen diversos tipos de esporas no flageladas o de

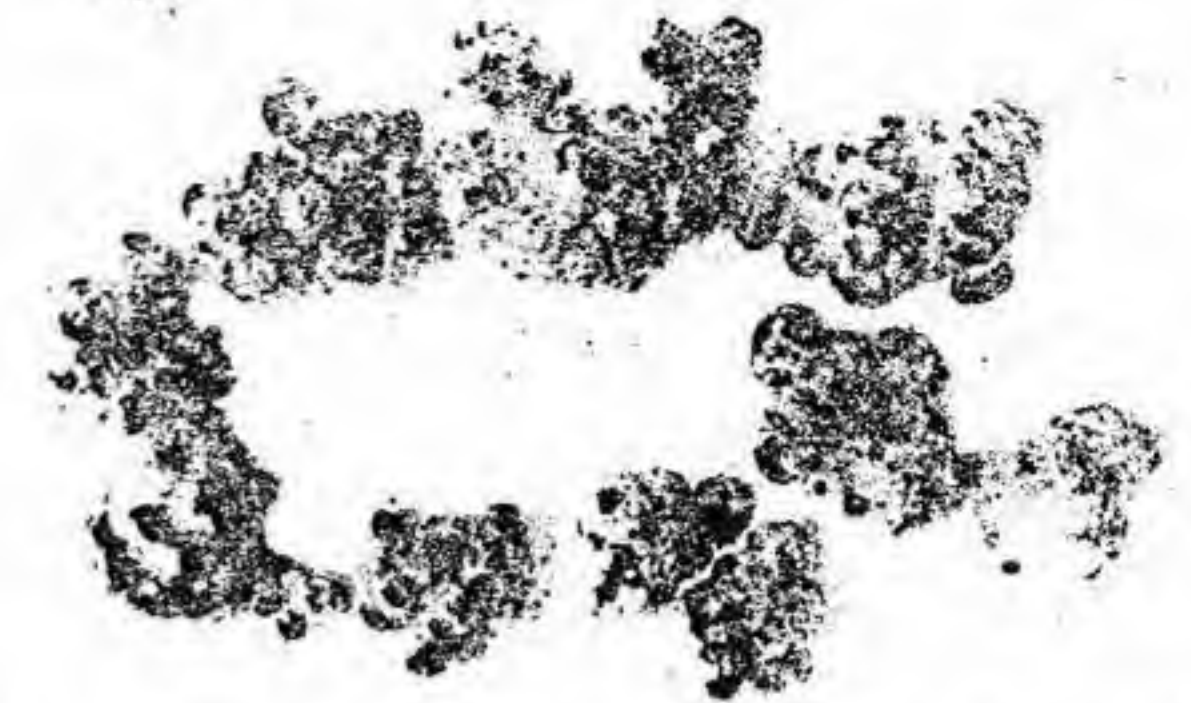


FIGURA 8-8 Aspecto macroscópico de *Nostoc*, incrustado en fragmentos de suelo, x 0.4.

cuerpos parecidos. La división por escisión puede producirse por la ruptura de un talo en dos o más unidades. Cada uno de los fragmentos es entonces capaz de continuar el crecimiento para producir una nueva colonia. La fragmentación es, en el caso de la gran mayoría de las especies no filamentosas, el único proceso que permite aumentar el número de individuos.

En las especies filamentosas, los hormogonios son comunes en algunos géneros como en *Oscillatoria* (fig. 8-9 C). Un hormogonio no es un simple fragmento de un filamento; en efecto, los filamentos se rompen en segmentos multicelulares cortos, que pueden ser capaces de realizar movimientos de deslizamiento. Los hormogonios se liberan de su vaina cuando las condiciones de crecimiento son óptimas; se desarrollan originando nuevas plantas. La ruptura de un filamento para formar un hormogonio puede producirse previa muerte de una célula intercalar. Este punto de un filamento se denomina disco de separación o disyuntor, y su forma biconcava es debida a la disminución de la presión en las células adyacentes (fig. 8-9 C). Las células de un hormogonio no presentan ningún tipo de diferenciación clara, excepto las células terminales, que son redondeadas. En algunos casos, los hormogonios se mantienen en fase de reposo. Se pueden originar cuando las condiciones son desfavorables, y con frecuencia van asociados a cambios rápidos de la temperatura y a la desecación, como ocurre cuando un estanque o una corriente de agua se secan.

Otro tipo de estructura reproductora formada por ciertos géneros filamentosos es el acinet, de aspecto de espora (fig. 8-9 B), una célula única que se desarrolla directamente por metamorfosis a partir de una célula vegetativa. Normalmente, el acinet es considerablemente mayor que

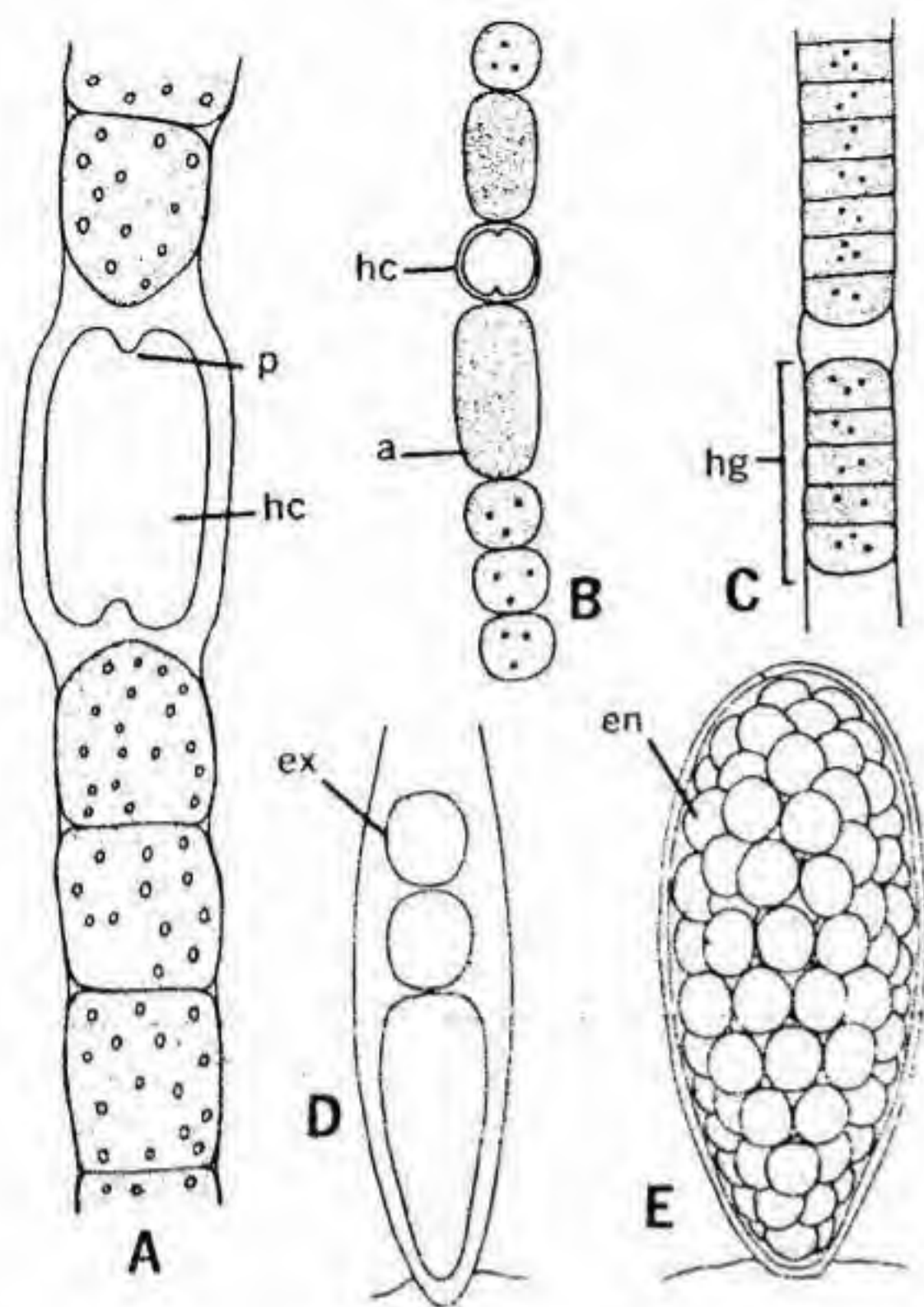


FIGURA 8-9 Estructuras reproductoras de los cianófitos: A, heterociste (hc) con papilas (p), en *Aphanizomenon*, X 2890; B, acineto (a) y heterociste (hc), en *Anabaena*, X 1800; C, hormogonio (hg) en *Oscillatoria*, mostrando discos de separación, X 1800; D, exósporas (ex), en *Chamaesiphon*, X 3000; E, endósporas (en), en *Dermocarpa*, X 1000.

una célula ordinaria, y posee una pared engrosada que rodea la pared celular normal. El acineto posee un rico acúmulo de reservas alimenticias, como gránulos de cianoficina, y es resistente frente a las condiciones adversas. En el momento de la germinación, el acineto origina un nuevo filamento que sale de la pared celular vieja. Algunos acinetos germinan de modo evidente inmediatamente después de haber sido formados, pero también pueden permanecer en estado de reposo durante un cierto tiempo y ser extremadamente resistentes a la desecación y a las temperaturas altas.

Otra clase de estructura del tipo de las esporas es el heterociste, que es frecuente en ciertos géneros filamentosos (fig. 8-9 A). No está del todo claro si todos los heterocistes se comportan de la misma manera. También el heterociste es, según parece, una célula diferenciada, que en algunos casos actúa produciendo un nuevo filamento: en otros casos se trata de una célula degenerada. En último caso, los heterocistes

pueden ser cuerpos reproductores arcaicos, que han perdido su capacidad para funcionar en cuanto a tales. El contenido de los heterocistes es uniformemente denso y generalmente amarillento; sin embargo, en algunos casos su protoplasto conserva un vivo color verde azulado. Los heterocistes pueden ser intercalares o terminales. Su pared sufre un engrosamiento, y sobre cada uno de los extremos en contacto con el resto del filamento se produce un hinchamiento interno o papila. En cada papila se encuentra un poro central, a través del cual pasa una delicada conexión protoplasmática hacia la célula adyacente. Con frecuencia, en las proximidades de los poros de los heterocistes se encuentran gránulos prominentes y altamente refringentes. Un filamento puede fragmentarse en el punto correspondiente a un heterociste intercalar; así, se considera que esta estructura contribuye a la reproducción vegetativa por fragmentación. En algunos filamentos, los heterocistes persisten después de haber muerto las células vegetativas adyacentes. En formas provistas de heterocistes y de acinetos, la posición de los unos está en relación con la posición de los otros.

En fin, en ciertos géneros existe la formación de verdaderas esporas (aplanósporas) en el interior de las células. Un tipo de espora verdadera es la endóspora (fig. 8-9 E). En ciertas especies, como las del epifito *Dermocarpa*, el protoplasto se divide en forma endógena en un cierto número de unidades. La pared de la célula madre acaba disgregándose y libera estas unidades en forma de esporas independientes, provistas de una pared fina, que son capaces de germinar y crecer inmediatamente, originando nuevas plantas. Se han descrito casos en los que los heterocistes germinan mediante producción de endósporas. Algunas veces puede distinguirse otro tipo de aplanóspora, la exóspora, aunque la distinción no está bien delimitada (fig. 8-9 D). Las exósporas se forman de manera basípeta en el extremo distal de las algas fijas sobre un sustrato, como *Chamaesiphon*, mediante divisiones transversales del protoplasto.

En las algas azules no se ha observado ningún tipo de fusión sexual de ninguno de los tipos conocido en la mayor parte de los otros grupos de algas. Sin embargo, existen descripciones recientes de casos de intercambio de material genético. Es probable que en los cianófitos acabe encontrándose algún tipo de sexualidad parecido al que oportunamente hemos descrito entre los bacterios.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Los cianófitos, extremadamente ubicuistas, aparecen en forma de manchas incrustantes desde verdeazuladas hasta pardas o negras, en forma de almohadillas macroscópicas o en capas viscosas sobre las superficies mojadas de las rocas, del suelo o de árboles. En las regiones desérticas, las superficies inferiores de muchas rocas están cubiertas por algas azules y pueden crecer sobre todos los tipos de sustrato. Pueden vivir también libremente flotantes (planctónicas) en cualquier tipo de medio acuático. Aunque las algas azules son, en algunas partes del mundo, abundantes e importantes en el mar, en particular en las regiones tropicales, el grupo en conjunto es mucho más diverso y notable en los hábitats dulciacuáticos. Los cianófitos se encuentran también en las fuentes termales, en el hielo, en diversos tipos de asociaciones con otras plantas y animales y en el suelo, tanto por encima como por debajo de la superficie, hasta una profundidad de un metro o quizá más.

Ciertas especies planctónicas pueden encontrarse en cantidades tan grandes que llegan a colorear una determinada masa de agua de un brillante color verde azulado o incluso rojo. Las densas concentraciones de formas planctónicas, que son responsables de estas flores de agua (blooms), están originadas por ciertas especies de algas no filamentosas como *Microcystis* (fig. 8-6 D, E), y por géneros filamentosos entre los cuales cabe contar *Aphanizomenon*, *Nostoc*, *Gloeotrichia* y *Oscillatoria* (figs. 7 C, F, L, 8-9 A). Las condiciones óptimas para que se formen tales flores de agua son el resultado de la interacción de muchos factores. Cuando las aguas someras y cálidas, que poseen un alto contenido en nitrógeno y posiblemente también en fósforo, quedan expuestas a largos períodos de luz diurna, favorecen la aparición de flores de agua. En las aguas destinadas al suministro de agua potable (por ejemplo, en los depósitos) se pueden presentar floraciones de este tipo, especialmente perjudiciales, puesto que tienden a tapar los poros de los filtros. En condiciones extremas de crecimiento de estas algas, el agua puede ser inadecuada para el consumo humano o de los animales domésticos y puede llegar a ser tóxica para los peces y para otros organismos acuáticos. Si la concentración de algas es relativamente baja, el resultado se limita a la aparición de un sabor u olor desagradables. Se conocen casos en que los

animales domésticos, incluso el ganado vacuno y lanar, han sucumbido después de ingerir aguas contaminadas con ciertas especies de *Microcystis*, *Anabaena* y *Aphanizomenon*. No se conocen casos de muerte entre seres humanos, aunque muchos casos de trastornos gastrointestinales con un resultado parecido al de la gripe, de una duración de 24 horas, pueden ser debidos a sustancias tóxicas de este tipo. La naturaleza de las sustancias producidas por *Microcystis* ha sido estudiada por investigadores de los laboratorios del National Research Council del Canadá. La toxina en cuestión, una mezcla de cinco polipéptidos constituidos por uniones de diez aminoácidos, queda retenida en el interior de las células alga. Cuando las células se rompen, la toxina provoca dificultades respiratorias y la destrucción del tejido del hígado. En experimentos realizados con ratones (dosis de 80-120 mg/kg de peso corporal), se produce la muerte después de una o dos horas. Las aves salvajes no son susceptibles frente a esta toxina; sin embargo, lo son a otra segregada por una especie de *Anabaena*. En experimentos parecidos a los realizados con *Microcystis*, esta segunda toxina, que es excretada por las células vivas, produce la muerte de ratones de experimentación en dos minutos (con dosis de 640-1280 mg/kg de peso corporal). También en este caso el efecto se ejerce sobre el sistema respiratorio y provoca convulsiones.

En el plancton marino se encuentran unas pocas especies de algas azules. Desde hace tiempo se conoce la presencia de diversas especies filamentosas parecidas a *Oscillatoria* que se presentan en enormes cantidades en ciertos puntos del Océano Indico, en donde son la causa de la muerte en masa de grandes poblaciones de peces marinos. La naturaleza exacta de la acción letal de estas algas es incierta. Puede tratarse de un envenenamiento del agua parecido al que se establece a resultas de las actividades de las algas azules antes descritas. Es posible que las algas ejerzan básicamente un efecto de sofocación sobre el pez a resultas del taponamiento de las branquias, impidiendo así la absorción de oxígeno. O puede ser que la demanda respiratoria de estas concentraciones de algas azules tan densas en el transcurso de la noche, cuando no se realiza fotosíntesis, haga bajar la tensión de oxígeno del agua hasta un punto tal que los peces se mueran de asfixia por falta de oxígeno. Una de estas especies produce una coloración rojiza; de este fenómeno deriva el nombre que se da al Mar Rojo. Sin embargo, la mayoría de las especies

marinas se encuentran en regiones costeras de aguas someras, en donde están unidas a diversos sustratos o forman extensos fieltros, en el fondo de masas de aguas con poca comunicación con el mar, sobre extensiones de limo o en lagunas costeras. Muchos géneros crecen fijos a la superficie de muchas algas pardas y rojas, mientras que otras especies crecen sobre las rocas o en el interior de sustratos rocosos más blandos. Algunas de estas algas pueden segregar sustancias que disuelven y perforan la roca blanda, con lo cual tienen importancia en la meteorización de las rocas. Otros géneros viven en las conchas de los moluscos marinos y dulciacuicolas.

Se cree que un cierto número de algas azules son responsables de la formación de muchas de las concreciones calcáreas que se encuentran en el agua, así como en las zonas termales. Los cianófitos tienen también importancia en la formación de arrecifes marinos tropicales, como resultado de sus características incrustaciones calcáreas. El exacto mecanismo que las origina no está bien conocido, pero según parece estas algas segregan carbonatos de calcio y de magnesio y construyen así pequeños depósitos de travertino de formas diversas. Algas azules de todos los tipos morfológicos presentan esta capacidad. Entre ellas están diversas especies de *Chroococcus*, *Oscillatoria*, *Hapalosiphon*, *Stigonema* y *Rivularia*.

Las algas azules son frecuentes en los estanques y lagos de agua salada del interior. Demuestran tolerar concentraciones de sal relativamente más elevadas que las que se encuentran normalmente en el mar. Las algas azules son más abundantes en las aguas alcalinas.

Numerosas especies de cianófitos son habitantes comunes de las fuentes termales, en donde llegan a tolerar temperaturas elevadas que van desde 60° hasta 85°C. Ciertos géneros, así como especies de géneros más cosmopolitas, se encuentran en estos hábitats. En el otro extremo se han encontrado otras especies que crecen sobre la nieve tanto en los mares como en los lagos del Ártico y del Antártico.

Algunas algas azules viven en asociación íntima con otros organismos. Dentro de algunos organismos incoloros se encuentran ciertas especies unicelulares de *Synechococcus*. En estas formas, por ejemplo *Gloeochaete*, *Paulinella* y *Cyanophora* (fig. 8-10 A-C), las células del alga azul se dividen al mismo tiempo que lo hace la célula hospedante incolora. El proceso es parecido al de la división de los cloroplastos que se produce en algunos de los otros grupos de algas. La exacta natu-

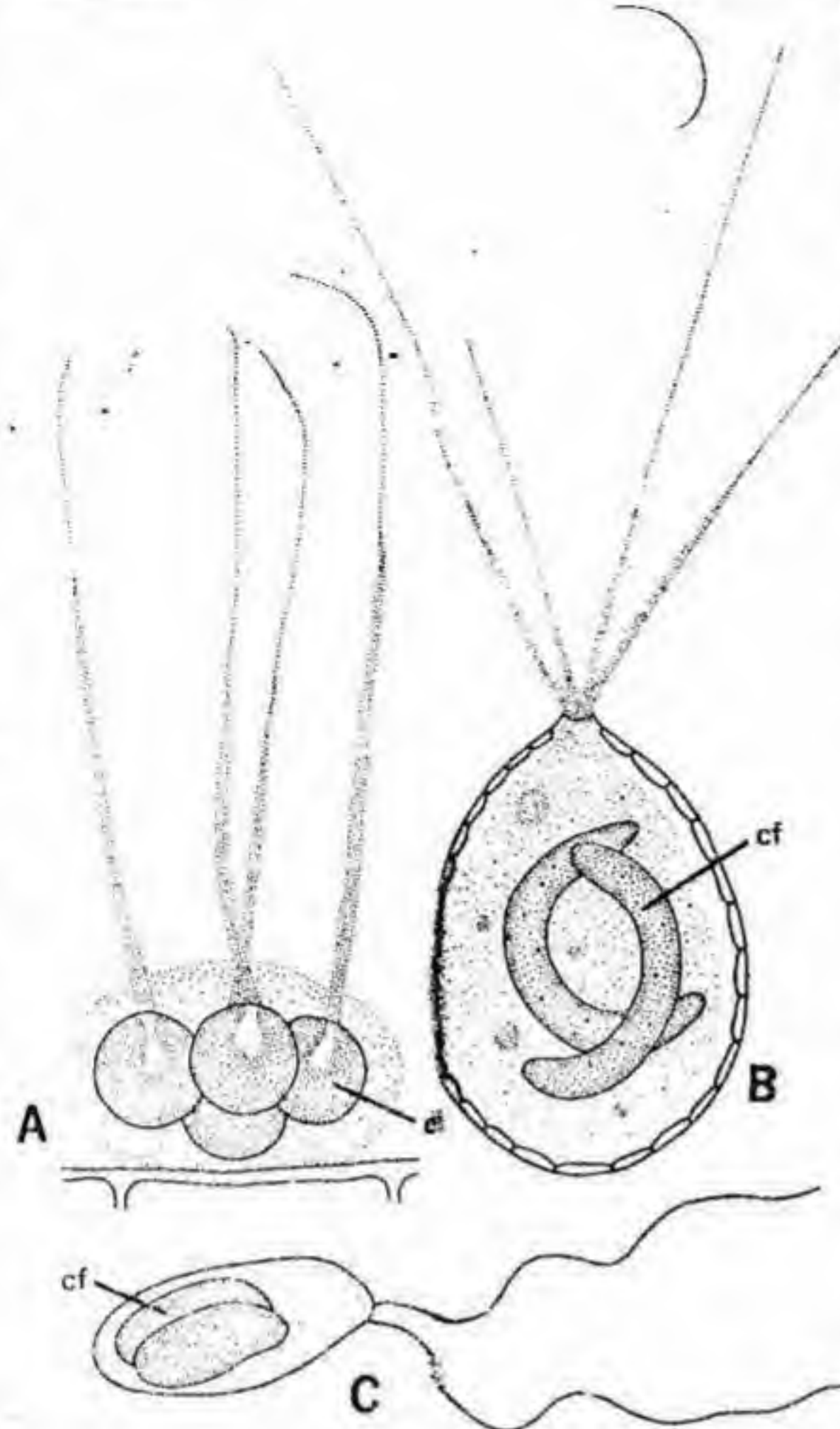


FIGURA 8-10 Cianófitos simbióticos y sus células hospedantes. A, *Gloeochaete* x 900; B, *Paulinella chromatophora*, x 750; C, *Cyanophora paradoxa*, x 2915. cf, cianofíceas.

raleza de esta asociación no es conocida con claridad, aunque el alga aporta sustancias nutritivas y quizás anhídrido carbónico a partir de la célula incolora. A su vez, el hospedante heterotrófico recibe una parte de las sustancias heterotróficas sintetizadas por su simbionte. Recientes estudios al microscopio electrónico han puesto de manifiesto que no existen relaciones directas entre la célula del hospedante y el alga azul. Una asociación de este tipo es parecida a la de ciertos ciliados y a la de algunos invertebrados como los corales, que poseen otras algas endozoicas.

Las algas azules pueden vivir también en forma endofítica en otros grupos de plantas. Diversas especies de *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, *Nostoc* y de otros géneros son simbiontes algales comunes en muchos líquenes. Algunas especies de *Nostoc* y de *Anabaena* establecen relaciones



FIGURA 8-11 Corte transversal del rizoma de *Gunnera* (planta vascular) con *Nostoc* simbiótico (bq), x 0,4. (Foto J. Kuijt.)

simbióticas con otras plantas, como los briófitos *Ricciocarpus*, *Blasia* y *Anthoceros*; *Azolla*, un pteridófito; las gimnospermas *Cycas* y *Zamia*; y las angiospermas *Gunnera* y *Trifolium*. En *Gunnera*, las algas azules se encuentran en las células de la base de la hoja (fig. 8-11). En *Trifolium* y *Cycas* se encuentran presentes en los nódulos radicales. Aunque el tipo de asociación no es muy claro, parece ser que se da una fijación de nitrógeno por parte de las algas, que ponen el nitrógeno a disposición de las plantas hospedantes.

Se han descrito unas pocas especies de cianófitos incoloros (probablemente heterotróficos). No se ha establecido con claridad si estas especies son capaces de realizar alternativamente el metabolismo heterotrófico y el autotrófico. Esto depende probablemente de las condiciones de vida; de este modo, la heterotrofia puede no ser obligatoria en algunas especies. Algunas de estas formas incoloras, como las fijadoras de azufre *Beggiatox* y *Thiothrix*, pueden clasificarse también entre los bacterios (véase cap. 6).

IMPORTANCIA Y USOS

La utilización directa de las algas azules por el hombre es, hasta la fecha, bastante limitada. Los japoneses consumen ciertas especies dulcia-

cuicolas en forma de confitura, después de adicionarles azúcar. Sin embargo, su principal importancia es indirecta. Como resultado de sus actividades autotróficas primarias, desempeñan sin duda alguna un papel importante como productores primarios de alimentos en todos los diversos medios en los que se desarrollan. Una de sus más importantes contribuciones al mantenimiento de la fertilidad del suelo estriba en su capacidad de fijar nitrógeno; especialmente en las regiones en donde se cultiva el arroz, la presencia de algas azules en los campos inundados reduce la necesidad de fertilizantes ricos en nitrógeno. En cierto suelos desérticos, la fijación de nitrógeno es debida principalmente a la presencia de estas algas. La capacidad para fijar el nitrógeno atmosférico está ampliamente extendida entre las algas azules filamentosas y se presenta en ciertas especies de *Nostoc*, *Anabaena*, *Tolypothrix*, y otras. Prácticamente, ninguna de las formas no filamentosas es capaz de fijar nitrógeno.

La presencia de algas fotosintetizadoras en los campos inundados evita, en cierto modo, que empeoren las condiciones de aireación y, al aumentar el oxígeno disponible para las raíces, reduce considerablemente la susceptibilidad a las enfermedades. Las algas azules filamentosas han sido empleadas para recuperar tierras esquilmas por sobrecultivo o por exceso de irrigación. Para ello, el suelo en cuestión se inunda y las algas se desarrollan sobre él formando extensos fieltros. Transcurridos varios meses, la zona inundada se deja secar y las algas se entierran en el suelo mediante laboreo. Las algas sirven así como principio de la capa húmica. Las cianofíceas forman también extensos fieltros sobre la superficie del suelo, que reúnen las partículas, absorben agua y de esta forma reducen la intensidad de la erosión del suelo.

FILOGENIA

Desde el Precámbrico hasta la actualidad, se han citado un cierto número de especies fósiles de este grupo. Se considera que las algas fósiles más antiguas pertenecen a los cianófitos. La mayoría de los restos procedentes del Precámbrico son extremadamente fragmentarios y no constituyen pruebas de significación filogenética aparente. No se han podido ver heterocistes en forma fósil. Muchos ejemplares presentan una estructura tubular, que ha sido interpretada como restos de vainas de algas azules. Algunos ficólogos no

otorgan validez a muchos de los fósiles atribuidos a algas azules. Además de los registros precámbricos, se conocen fósiles característicos de las eras paleozoica y mesozoica. La importancia de los cianófitos en el pasado geológico es seguramente grande, a juzgar por la capacidad de ciertas especies actuales para formar depósitos de carbonatos cálcico y magnésico, así como por la importancia de alguna de ellas en la formación actual

de arrecifes y la capacidad de ciertas especies para fijar nitrógeno.

Los cianófitos han evolucionado poco a partir del tipo unicelular fundamental, escasamente diferenciado. Su antigüedad, la constancia de su forma y también la ausencia de reproducción sexual son, sin duda alguna, responsables del elevado grado de uniformidad que encontramos entre los cianófitos.

BIBLIOGRAFIA

- Desikachary, T. V., *Cyanophyta*. Nueva Delhi, India: Indian Council Agric. Res. (1959).
- Drouet, F., "Cyanophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 157-166.
- Drouet, F., "Myxophyceae". En Edmondson, W. T. (Ed.), *Freshwater Biology*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1959).
- Drouet, F. y Daily, W. A., "Revision of the Coccoid Myxophyceae". *Butler Univ. Bot. Studies*, 12: 1-218 (1956).
- Fogg, G. E., "Nitrogen Fixation by Photosynthetic Plants". *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 7: 51-70 (1956).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press (1945). Págs. 768-898.
- Geitler, L., *Cyanophyceae*. En Rabenhorst, L., *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*, 2.^a ed. Band 14. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1932).
- Geitler, L., *Schizophyzeen*. En Zimmermann, W. y Ozenda, P., *Hanbuch der Pflanzenanatomie*. Vol. 6, Pt. 1. Berlín: Gebrüder Borntraeger (1960).
- Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 1. En Thienemann, A., *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1938).
- Singh, R. N., *Role of Blue-green Algae in Nitrogen Economy of Indian Agriculture*. Nueva Delhi, India: Indian Council Agric. Res. (1962).
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*, Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 275-290.
- Tilden, J. E., *Minnesota Algae*. Vol. 1. Botan. Ser. 8. Minneapolis: University of Minnesota Press (1910).

DIVISIÓN PIRRÓFITOS

Se conocen unos 125 géneros y más de 1000 especies de pirrófitos incluidos en esta división, muchos de los cuales son marinos. La mayoría de los géneros són flagelados unicelulares móviles; pero algunos corresponden a formas inmóviles palmeloides, y unos pocos son coloniales o filamentosos. Esta división comprende especies incoloras y pigmentadas, estas últimas con una coloración pardoscura o pardoverdosa. Entre las formas incoloras, algunas son saprofíticas y otras ingieren materia orgánica en forma de partículas. Según parece algunas de las especies autotróficas pueden ser también lagotróficas.

Se han propuesto unos cuantos sistemas de clasificación diferentes. Con el conjunto de los flagelados criptomonadinos se constituye en general una clase, la de las criptofíceas. Trabajos recientes sobre la citología y la pigmentación nos indican que las criptofíceas deberían considerarse probablemente como una división independiente, los criptófitos; sin embargo, en este texto, las consideramos como una clase independiente dentro de los pirrófitos. En este libro, el resto de las especies se incluye en una sola clase, la de las dinofíceas; sin embargo, algunos autores las colocan en dos clases independientes.

CLASE DINOFICEAS
(Dinoflagelados)

ESTRUCTURA CELULAR

La célula puede ser en unos casos desnuda y provista de un periplasto consistente, o rodeada por una pared celulósica. La mayor diversidad la presentan las formas móviles, cuyo tamaño oscila entre 25 y 500 micras. En las formas desnudas y móviles, como el caso de *Gymnodinium* (fig. 9-1 B), el periplasto puede ser liso, estriado o acostillado. En las formas blindadas, la capa celulósica que las reviste puede estar formada por placas individuales, articuladas y ornamentadas, soldadas fuertemente entre sí según un dibujo característico. En *Glenodinium* (fig. 9-1 A), las placas son extremadamente delicadas, mientras que en otras formas blindadas, como en *Peridinium* y *Gonyaulax* (fig. 9-1 D, E), las placas pueden estar perforadas por uno o más poros, y pueden presentar notables prolongaciones en forma de cuerno, espina, papila o proceso aliforme (fig. 9-1 C, E, 4). Según nuestros conocimientos actuales, las placas celulósicas están en contacto con una delicada membrana celular interna.

Las células poseen un solo núcleo altamente organizado, que en su forma característica contiene filamentos de cromatina moniliformes (arrosariados) bien visibles. Pueden encontrarse de uno a varios nucleólos. En algunas especies marinas se encuentra un gran vacúolo, cerca del centro de la célula. Este vacúolo posee dos canales que conducen al exterior y no es pulsátil, aunque va variando de tamaño. En algunas especies se encuentran vacúolos parecidos a los de otras plantas. Algunas de las especies móviles poseen también una mancha ocular que se cree es sensible a la luz.

Los pigmentos, generalmente encerrados en cloroplastos, confieren a las células una coloración pardoverdosa o pardodorada. Normalmente, existen dos o más cloroplastos discoidales. En las formas que se consideran como primitivas, pueden verse solamente uno o dos cloroplastos. En las microfotografías electrónicas, los cloroplastos ofrecen un aspecto parecido al de los crisófitos (véase fig. 10-2 D) y al de los feófitos (fig. 11-4 D). Los cloroplastos están constituidos por un gran número de amontonamientos o bandas comprimidos, cada uno de los cuales está formado por tres pares de laminillas. Algunas formas poseen un pirenoide que forma parte del mismo cloroplasto. En las especies no fotosintetizadoras, los pigmen-

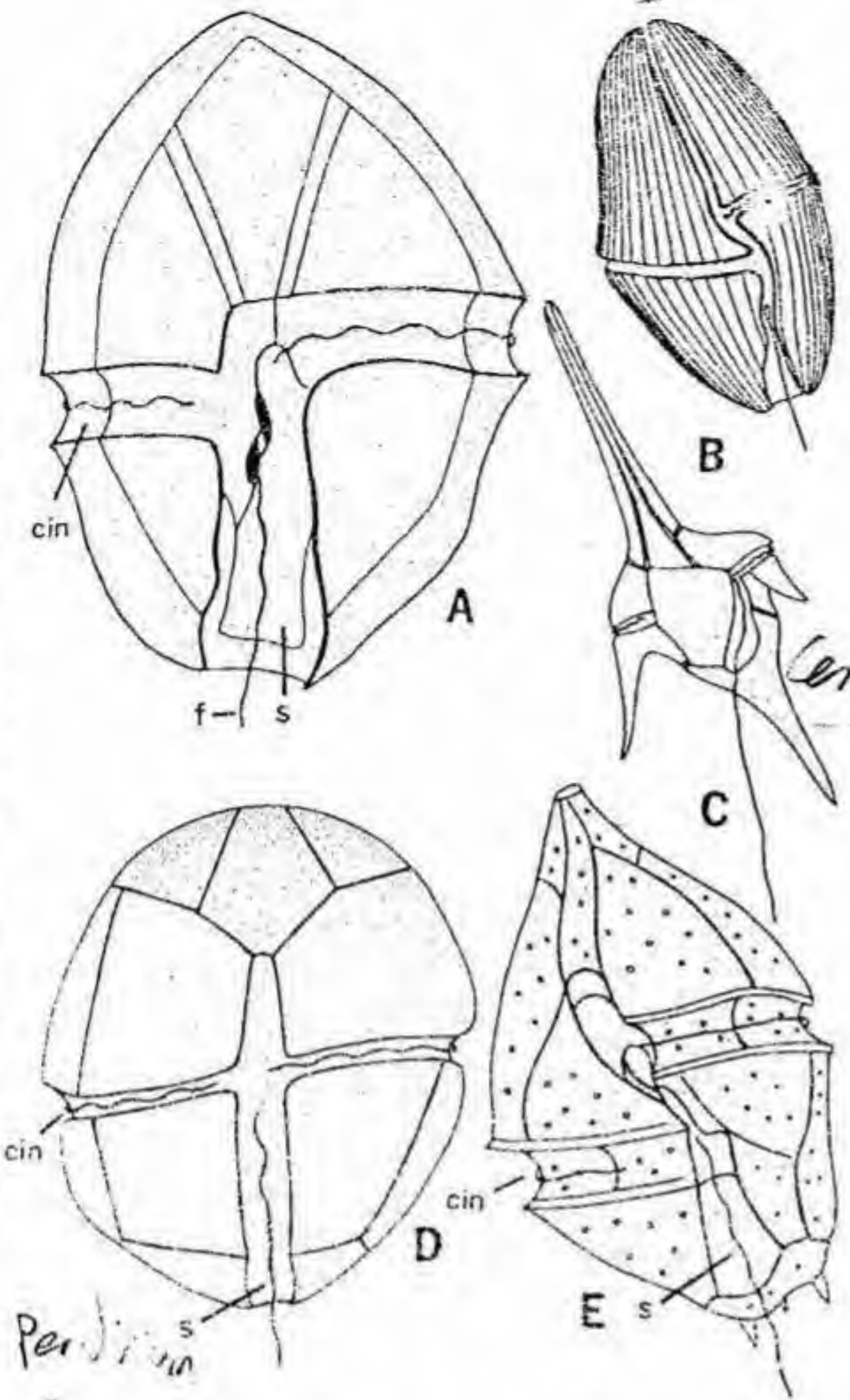


FIGURA 9-1 Representantes móviles de dinofíceas observados por su cara ventral para mostrar la orientación de los flagelos (f), sulco (s) y cíngulo (cin). A, *Glenodinium*, con un revestimiento delicado, x 1500; B, *Gymnodinium*, una forma desnuda, x 250. C-E, formas blindadas: C, *Ceratium*, x 330; D, *Peridinium*, x 425; E, *Gonyaulax*, x 750. (A, B, E, según Schiller en Rabenhorst, con permiso de la Akademische Verlagsgesellschaft, Geest and Portig K.-G., Leipzig.)

tos pueden encontrarse en forma de gránulos o en forma disuelta en el citoplasma.

Las especies fotosintetizadoras poseen dos pigmentos verdes, clorofila a y c, así como un cierto número de pigmentos carotenoides. Además del β -caroteno, casi universalmente presente, existe un cierto número de xantofilas, entre las cuales la peridina y, probablemente, la dinoxantina son las únicas que se encuentran en esta división. La peridina es el pigmento pardo al cual se debe el color característico del grupo.

También se encuentra diadinoxantina, que existe en los crisófitos.

Las reservas alimenticias glucídicas se almacenan en forma de un almidón comparable al de las algas verdes y de las plantas superiores. Aunque se han realizado pocos trabajos especializados sobre el almidón de los dinoflagelados, se admite que está formado por uniones α , 1-4 (amilosa) y α , 1-6 (amilopéctina). El almidón se sintetiza sobre la periferia del cloroplasto; si en él existe un pirenoide, el almidón se forma sobre la cara externa de éste. Se ha descrito también la presencia de pequeños granos de almidón repartidos por el citoplasma próximo al cloroplasto. También se almacenan grasas y aceites, que pueden aparecer en forma de gotitas brillantes rojas o amarillas.

La mayor parte de los tipos de nutrición están representados en las dinofíceas. Las formas que carecen de pigmentos fotosintetizadores son saprofíticas o parásitas; algunas son fagotróficas. En las especies autotróficas estudiadas se encuentra que todas ellas necesitan una fuente externa de vitaminas, por lo cual deben considerarse auxotróficas. Se han citado algunas especies pigmentadas que son fagotróficas, pero esto es raro.

MOVIMIENTO

Las células móviles son biflageladas y poseen dos flagelos morfológicamente distintos, por lo regular insertos lateralmente y próximos entre sí. En las especies blindadas, los flagelos emergen por un pequeño poro común o, en algunas otras, por poros separados existentes en la pared celulósica (fig. 9-1). Un flagelo acintado rodea la célula por el interior de un surco ecuatorial, el cíngulo. El otro flagelo se extiende hacia la parte posterior, descansando en un surco longitudinal o sulco. El flagelo longitudinal, que es del tipo no barbulado, actúa como un timón y es responsable tanto del movimiento de avance como del de rotación de la célula. El flagelo ecuatorial presenta un movimiento ondulante que produce una rotación y un cierto movimiento de avance. Un pequeño grupo de estas algas desprovisto de sulco y de cíngulo presenta los flagelos insertos apicalmente.

DIVERSIDAD MORFOLOGICA

El tipo unicelular y biflagelado es el característico (fig. 9-1) de este grupo y es con mucho el

más frecuente, aunque en el citoplancton marino se encuentran algunas pocas formas coloniales móviles, como *Polykrikos* (fig. 9-2 A). Existen también formas unicelulares ameboides, como *Dinamoebidium* (fig. 9-2 B, C), que producen zoósporas dinoflageladas desnudas. Entre las formas no móviles tenemos especies palmeloides, como *Urococcus* (fig. 9-2 F), especies cocoides, como *Cystodinium* (fig. 9-2 D), unicelulares y sésiles, como *Stylodinium* (fig. 9-2 E), y especies pluricelulares filamentosas, como *Dinothrix* (fig. 9-2 G). En todas las formas no móviles se producen células reproductoras móviles, provistas de flagelos insertos lateralmente, como los típicos de las formas móviles (véase fig. 9-1 B).

REPRODUCCION

El principal tipo de reproducción es la bipartición celular, que puede realizarse mientras la célula es móvil. En algunos casos, los flagelos se desprenden poco antes de la división. La división celular de las células móviles se realiza según el plano que pasa por el punto de la inserción de los flagelos. Normalmente cada mitad hereda uno de los flagelos y diferencia pronto el que le falta. Las células pueden encistarse y formar membranas gruesas y acumular abundantes reservas alimenticias con lo cual se hacen muy resistentes a las características extremas del medio. Este tipo de encistamiento es particularmente frecuente entre las especies dulciacuícolas y puede tener lugar en especies marinas.

Como ya se citó más arriba, las formas no móviles producen zoósporas biflageladas. En este caso, las células se redondean y liberan una o más células dinoflageladas típicas, desprovistas de prolongaciones.

Se han descrito algunos casos de reproducción sexual, pero, según parece, ésta es rara. En uno de los trabajos en cuestión, se observó que una especie cocoide producía células móviles unicelulares y desnudas que fusionaban entre sí para producir un cigoto redondo. En algunos dinoflagelados ha podido demostrarse la realización de meiosis, durante la germinación del cigoto.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Aunque los dinoflagelados son más numerosos en el mar, se encuentran también en el agua dulce, en el agua salobre y en la arena de las

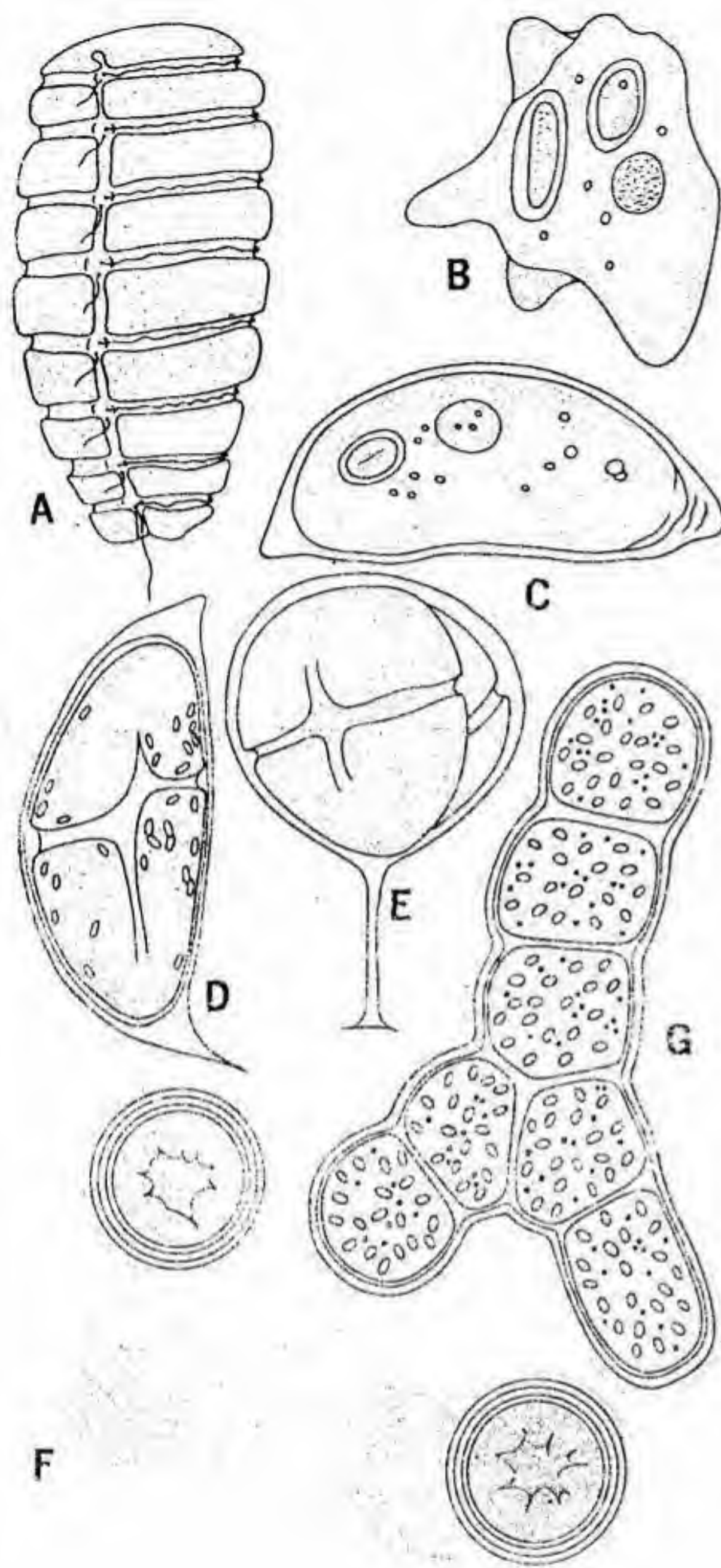


FIGURA 9-2 Representantes de los distintos tipos morfológicos que se encuentran en las dinofíceas. A, *Polyskrinos*, una colonia móvil, x 75. B, C, *Dinamoebidium*, un tipo amebosoide: B, fase vegetativa, x 500; C, fase de quiste, en reposo, x 625. D, E, formas encistadas, cada una de ellas con células dinoflageladas características: D, *Cystodinium*, x 650; E, *Stylodinium*, x 900. F, *Urococcus*, un tipo palmeloide, con extensa matriz mucilaginosa, x 245. G, *Dinophrix*, un tipo filamentos, x 720. (A, D, E, según Schiller en Rabenhorst, con permiso de la Akademische Verlagsgesellschaft, Geest y Portig K.-G., Leipzig; B, C, según Fott, en *Algenkunde* con permiso de G. Fischer; F, según Thompson con permiso de John Wiley & Sons, Inc.)



FIGURA 9-3 Tentáculos de dos anémonas de mar (*Condylactis*) que contienen dinoflagelados simbióticos. Arriba, después de haber estado mantenida en la oscuridad durante 24 días; debajo, previa exposición a iluminación normal por espacio de 24 días, x 0,8. (Fotografía cedida por P. A. Zahl y J. J. A. McLaughlin, con permiso del *Journal of Protozoology*.)

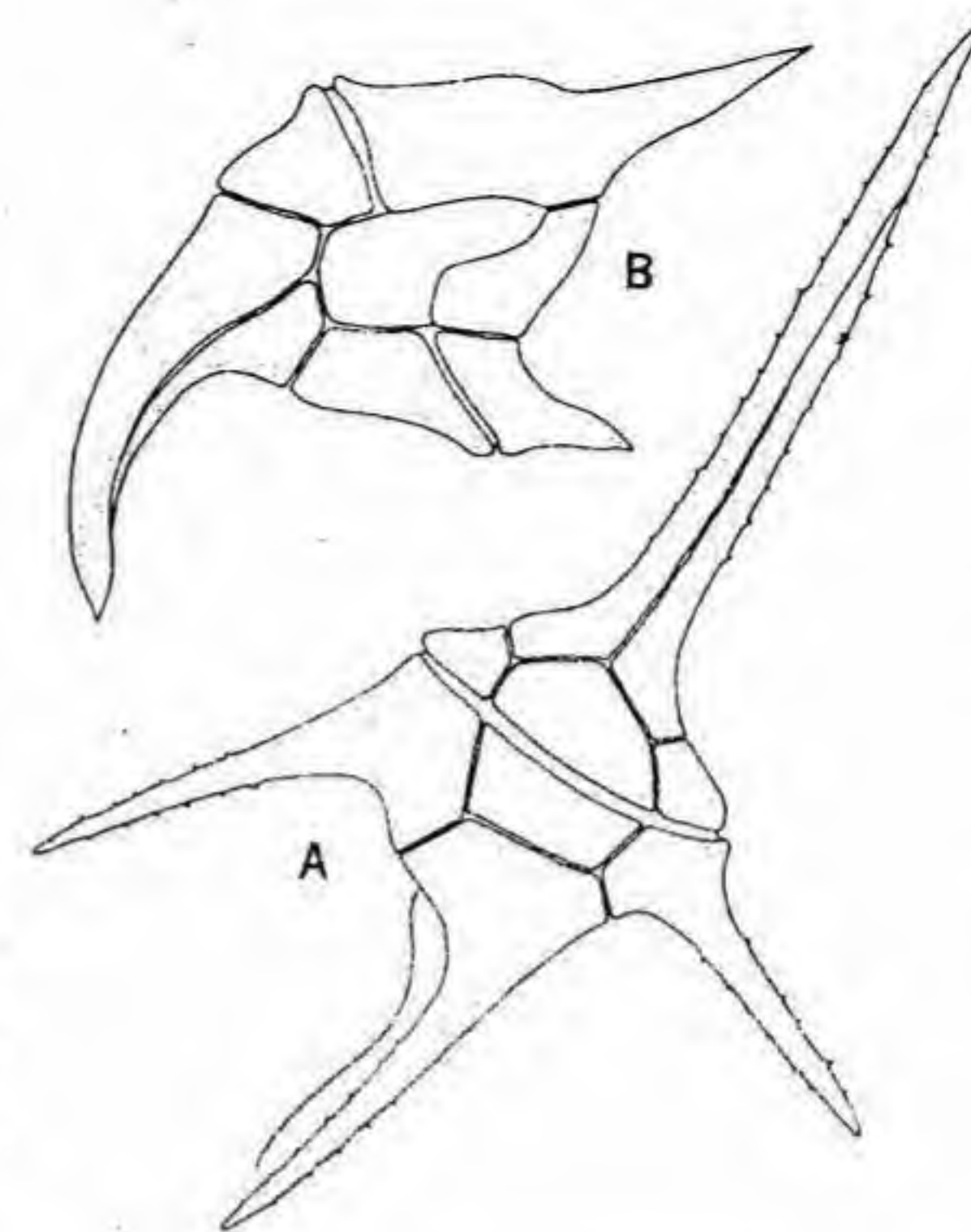
playas. Los más comunes (tanto en el agua dulce como en el mar) son especies de los géneros *Peridinium* (fig. 9-1 D) y *Ceratium* (fig. 9-1 C, 4). Son dinoflagelados algunos de los autores de la luminiscencia que presenta en algunas ocasiones el agua del mar al ser agitada de noche, por ejemplo al paso de un barco. Las formas marinas desnudas son más frecuentes en las regiones oceánicas, mientras que las formas revestidas de celulosa son más comunes en el plancton costero.

Los variados colores de los tentáculos de algunas anémonas de mar pueden ser debidos a la presencia de dinoflagelados. Si dichas anémonas se mantienen en la oscuridad, adquieren un color blancuzco (fig. 9-3). También se conocen dinoflagelados que viven en forma parásita sobre peces y copépodos, y otros que viven en forma simbiótica en las células de diversos celentéreos y radiolarios.

La gran diversidad de ornamentación —especialmente la formación de cuernos, espinas o de estructuras en forma de vela o de ala que encontramos en los dinoflagelados fotosintetizadores blindados— aumenta su capacidad para mantenerse dentro de la zona fótica. Estas estructuras sirven para incrementar la superficie de la célula en relación con su volumen. Con ello se aumenta el rozamiento, el cual disminuye la velocidad de sedimentación de la célula y puede ayudarla a superar su posición horizontal. De este modo, se favorece que el dinoflagelado se mantenga en las aguas superficiales, en donde reinan unas condiciones de luz óptimas para la actividad fotosintética. Las especies flageladas pueden alcanzar velocidades de natación de por lo menos 0,8 cm/seg. Pero incluso este débil movimiento debe ser insuficiente para mantener a las células cerca de la superficie venciendo la acción de otras fuerzas, entre las cuales cabe contar las de la gravedad y las corrientes, que pueden tender a arrastrarlas por debajo de la profundidad de intensidad de luz óptima. Esta relación puede verse con sólo comparar las diferencias morfológicas en una misma especie de *Ceratium* (fig. 9-4). Las células procedentes de aguas más cálidas tienen un desarrollo de cuernos y de espinas más prominente (fig. 9-4 A), con lo cual tienden a sedimentarse más lentamente en el agua de baja densidad. Las células de la misma especie que viven en aguas más frías poseen cuernos y espinas menos desarrollados (fig. 9-4 B) pues la sedimentación ya queda lentificada debido a la mayor densidad del agua.

FIGURA 9-4 Variación morfológica en *Ceratium*, mostrando la longitud relativa de los cuernos: A, una forma de agua caliente, x 530; B, una forma de agua fría, x 465.

se favorece que el dinoflagelado se mantenga en las aguas superficiales, en donde reinan unas condiciones de luz óptimas para la actividad fotosintética. Las especies flageladas pueden alcanzar velocidades de natación de por lo menos 0,8 cm/seg. Pero incluso este débil movimiento debe ser insuficiente para mantener a las células cerca de la superficie venciendo la acción de otras fuerzas, entre las cuales cabe contar las de la gravedad y las corrientes, que pueden tender a arrastrarlas por debajo de la profundidad de intensidad de luz óptima. Esta relación puede verse con sólo comparar las diferencias morfológicas en una misma especie de *Ceratium* (fig. 9-4). Las células procedentes de aguas más cálidas tienen un desarrollo de cuernos y de espinas más prominente (fig. 9-4 A), con lo cual tienden a sedimentarse más lentamente en el agua de baja densidad. Las células de la misma especie que viven en aguas más frías poseen cuernos y espinas menos desarrollados (fig. 9-4 B) pues la sedimentación ya queda lentificada debido a la mayor densidad del agua.



IMPORTANCIA Y USOS

El hombre no emplea los dinoflagelados de forma directa, pero tienen importancia indirecta. En general, especialmente en algunas aguas marinas cálidas, los dinoflagelados son los más importantes después de las diatomeas como productores primarios en el mar. Así, representan una fuente de alimentos, directa o indirectamente, para las poblaciones herbívoras del zooplancton y otros animales. Es posible que esta aseercción tenga que ser modificada cuando los representantes del nanoplancton (organismos de menos de 70-75 micras) vayan siendo mejor conocidos.

Debido a su rápida reproducción por división celular, pueden producirse extensas floraciones de dinoflagelados en un espacio de tiempo muy breve. En condiciones ambientales óptimas, las células pueden dividirse varias veces al día. Es normal que en aguas naturales las concentraciones en células de especies marinas sean de varios millones de células por litro. De este modo, a esta densa concentración, colorean el agua de verde, pardo o rojo.

Un cierto número de dinoflagelados, entre los cuales se encuentran las especies de los géneros *Glenodinium*, *Gymnodinium* y *Gonyaulax* (fig. 9-1 A, B, E), son responsables de lo que se denominan aguas rojas o marea roja. Estas condiciones especiales son particularmente frecuentes junto a las costas de América del Norte, cuando las temperaturas del agua son desusadamente altas y, en regiones nórdicas, cuando transcurren días de luz excepcionalmente muy largos. Estas condiciones pueden provocar la aparición de poblaciones extraordinarias de dinoflagelados, que pueden acarrear la muerte de muchos animales marinos. Las principales especies responsables de la marea roja junto a la costa del Pacífico de América del Norte pertenecen al género *Gonyaulax* (fig. 9-1 E). En Texas y Florida, los principales componentes de las mareas rojas son especies de *Gymnodinium* (fig. 9-1 B). El proceso por el cual se provoca tal mortalidad debe ser muy parecido al que estudiamos en relación con la polución por dinofíceas.

Otros fenómeno relacionado con estas floraciones se conoce como "envenenamiento de los mejillones" o "envenenamiento de los mariscos". En este caso, los invertebrados que se alimentan por filtración —como las almejas, mejillones y ostras— extraen del agua del mar gran número de células de *Gonyaulax*. Aunque, al parecer, esto no provoque ningún efecto letal sobre los

mariscos, estos invertebrados separan y acumulan una sustancia tóxica en algunos de sus tejidos. Esta toxina puede permanecer en los tejidos por espacio de varios meses y sólo se elimina lentamente. Cuando el marisco es digerido por el hombre o por otros mamíferos, como gatos, perros o roedores, puede presentarse una parálisis en las regiones distales del cuerpo. La gravedad de la parálisis depende de la concentración del veneno en los tejidos del invertebrado, y en los casos más graves puede presentarse la muerte. Según parece, la sustancia tóxica está íntimamente relacionada con los venenos del grupo del curare producidos por algunas fanerógamas tropicales.

FILOGENIA

Las relaciones filogenéticas en el seno de este grupo y las afinidades del grupo con otras divisiones no son particularmente claras. Un criterio importante que nos permite distinguir grandes grupos dentro de la división consiste en basarse en la nutrición, es decir, en si los organismos son autotróficos o heterotróficos. Pero es éste un criterio más bien artificial, a causa de la variabilidad que puede encontrarse en especies del mismo género. La clasificación se ha basado de modo importante en la presencia o ausencia de pared celulósica y de placas articuladas; según este criterio, se han distinguido dos grandes líneas de evolución. Una de ellas se limita a los tipos móviles unicelulares provistos de placas; la otra ha conducido desde tipos desnudos móviles y unicelulares a tipos no móviles y pluricelulares, filamentosos y ramificados. La vía evolutiva que ello nos sugiere se basa en el hecho de que las fases móviles de tipos no móviles y unicelulares corresponden a una simple fase desnuda, comparable morfológicamente a los géneros unicelulares sencillos.

Los primeros representantes de los muchos dinoflagelados fósiles conocidos pertenecen al período ordovícico de la era paleozoica. En rocas pertenecientes al Mesozoico y al Terciario se han encontrado más de 100 géneros de fósiles atribuibles a las dinofíceas. Estos fósiles se encuentran especialmente en los sedimentos marinos, pero algunos de ellos, como *Peridinium*, se encuentran en rocas formadas en agua dulce. Un número de investigadores cada vez mayor se está especializando en el estudio de los dinoflagelados fósiles. Aunque se han descubierto muchas cosas,

poco se ha aportado hasta ahora en orden a la comprensión de las relaciones entre los géneros o de las familias dentro de la clase, o de las afinidades entre las dinofíceas y el resto de las algas.

CLASE CRIPTOFICEAS (Cryptomonadales)

ESTRUCTURA CELULAR

Esta clase relativamente pequeña está constituida por menos de 100 especies distribuidas en 24 géneros. La mayoría de las criptofíceas son unicelulares y biflageladas, con células comprimidas en sentido dorsiventral (fig. 9-5 C). En algunas especies se encuentra una pared celulósica, pero muchas células son desnudas, únicamente provistas de una membrana resistente, o periplasto, que puede ser estriada. Los pocos géneros no móviles son palmeloides o cocoides. Cada célula posee un núcleo único situado en posición ligeramente posterior. En el extremo anterior de la célula existen uno o varios vacúolos contráctiles, que pueden localizarse a lo largo de una cripta a la cual vierten los vacúolos su contenido. La cripta puede ser un surco simple y poco profundo o un tubo o alvéolo profundo. Puede estar revestida de pequeñas cavidades tuberculares, fusiformes, que contienen tricocistes, cuya exacta función es desconocida. En unas pocas especies móviles existe una mancha ocular.

Las especies pigmentadas poseen uno o dos cloroplastos parietales en forma de lámina parietal. La ultraestructura pone de manifiesto que las bandas del cloroplasto están compuestas solamente por dos pares de laminillas. Esto difiere de la mayoría de los otros organismos, incluyendo las dinofíceas, en las cuales las bandas del cloroplasto poseen tres o cuatro pares de laminillas. Los pirenoides, existentes en algunas especies, pueden estar incluidos en el interior del cloroplasto o libres en el citoplasma. En las especies estudiadas con el microscopio electrónico, los granos de almidón se forman fuera del cloroplasto, pero no están libres en el citoplasma, sino más exactamente, sostenidos dentro de una membrana que es parte constituyente de la membrana nuclear. El color del cloroplasto varía de un verde amarillento, pasando por el pardo y el verde azulado, hasta el rojo. El complejo de pigmentos no es bien conocido, pero forman parte de él tanto la clorofila *a* como la *c*. Entre los carotenoides no

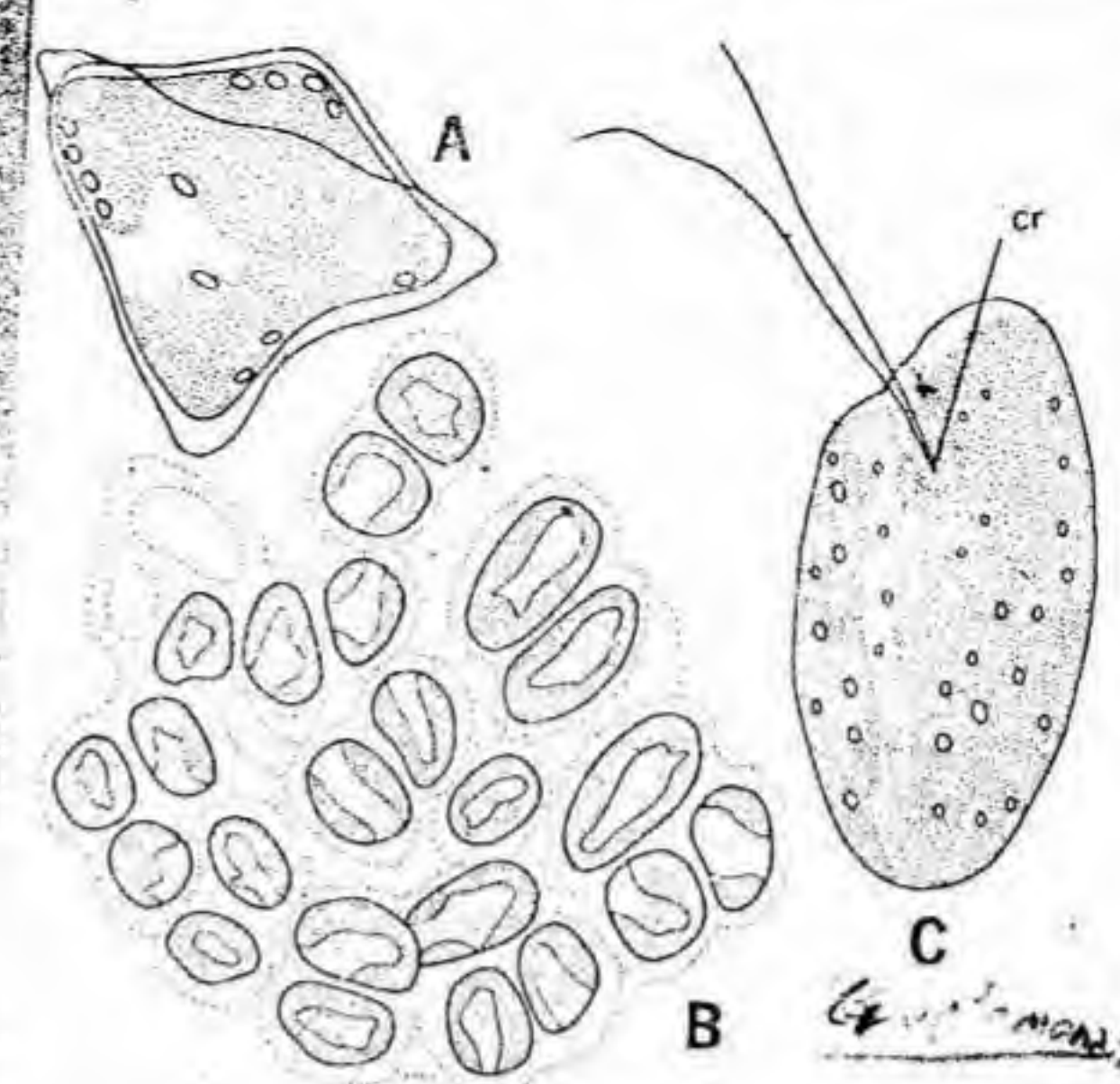


FIGURA 9-5 Ejemplos de distintos tipos morfológicos en las Criptofíceas: A, *Tetragonidium*, un tipo coccoide, X 2000; B, *Phaeoplax*, un tipo palmeloide con matriz gelatinosa, X 1000; C, *Cryptomonas*, un tipo nadador, con la cripta (cr), X 3650. (A, según Thompson, con permiso de John Wiley & Sons, Inc.; B, según Smith con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

se encuentra β -caroteno sino más bien α -caroteno y ϵ -caroteno. Las xantofilas conocidas hasta el presente comprenden diadinoxantina, dinoxantina y probablemente zeaxantina. Además, algunos géneros contienen pigmentos derivados de las ficobilinas. Sin embargo, las propiedades de estas últimas difieren de las que muestran los cianófitos y los rodófitos.

La mayoría de las criptofíceas son fotoautotróficas, aunque se ha visto que las pocas formas estudiadas detenidamente son auxotróficas. Se conocen también algunas especies saprofíticas y fagotróficas. Las reservas alimenticias están constituidas por almidón o sustancias amiloides. Como ya hemos dicho previamente, se encuentran pirenoides ya en el cloroplasto, ya en el citoplasma. De modo semejante, pueden haber gránulos de almidón asociados a pirenoides o dispersos por todo el citoplasma. En algunos casos se ha observado también grasa.

MOVIMIENTO

En las células móviles se encuentran hacia el

extremo proximal dos flagelos acintados ligeramente desiguales, que se cree son barbulados. Normalmente, se encuentran insertos en la parte anterior de la célula pero salen de la base de la cripta. Las células móviles de aquellos géneros que no presentan fases móviles tienen la estructura típica de los demás criptomonadinos.

DIVERSIDAD MORFOLOGICA

La forma unicelular y móvil, como *Cryptomonas*, es el tipo morfológico más frecuente (fig. 9-5 C). Algunos de estos géneros móviles pueden en ocasiones adoptar la forma palmeloide. Otros, como *Phaeoplax*, son típicamente palmeloides durante su fase vegetativa (fig. 9-5 B), y producen células móviles con la típica forma aplanada y la cripta que encontramos en los géneros móviles. El tipo coccoide, como en *Tetragonidium* (fig. 9-5 A), posee una pared gruesa que contiene celulosa. Producen zoósporas parecidas a las de *Cryptomonas*.

REPRODUCCION

El principal tipo de reproducción es el vegetativo mediante división celular longitudinal. Por división, la célula puede originar formas móviles, o bien formas no móviles cuando se prepara para el reposo y queda englobada en una matriz mucilagínosa, formando por división celular una masa palmeloide. En algunos géneros, se ha citado la formación de cistes endógenos de pared engrosada. Es dudosa la existencia de reproducción sexual y en esta clase no ha sido confirmada.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Los componentes de esta clase se encuentran en las aguas dulces y en el mar. En el agua dulce son más abundantes cuando existe un cierto contenido en materia orgánica, lo cual puede ser una explicación, por lo menos parcial, del por qué se encuentra que las especies estudiadas necesitan de una fuente externa de vitaminas. Un cierto número de criptomonadinos se encuentran, según parece, viviendo como simbiosis en radiolarios y en diversos corales, en donde se les ha denominado comúnmente con el término genérico de zooxantelas.

Las afinidades de esta clase son extremadamente vagas. La presencia de pigmentos hidrosolubles no indica necesariamente la existencia de una íntima afinidad con los cianófitos ni con los rodófitos; más bien indica que estos pigmentos han aparecido más de una vez. Una razón para situar esta clase junto a los dinoflagelatos se encuentra en la presencia de una cripta en el lado aplanado. Se ha sugerido que esta cripta es homóloga del surco lateral de los dinoflagelatos. La

presencia de clorofila *c* y en algunos casos de celulosas y de almidón como sustancia de reserva, son otros caracteres que algunos criptomonadinos tienen en común con las dinofíceas. Sin embargo, otros detalles parecen oponerse a la inclusión de esta clase dentro de la misma división de las dinofíceas. Las criptofíceas poseen un aparato vacuolar bastante más complejo y además contienen ficobilinas. La dotación flagelar es notablemente distinta y las criptofíceas carecen también del núcleo moniliforme característico de los dinoflagelatos.

BIBLIOGRAFIA DE LAS DINOFIGICEAS

- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 664-720.
 Graham, H. W., "Pyrophyta". En Smith, G. M., *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 105-118.
 Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 3. En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1950). Págs. 94-303.
 Kofoid, C., y Swezy, O., "The Free-living Unarmoured Dinoflagellata". *Univ. Calif. Memoirs*, 51: 1-52 (1921).
 Schiller, J., *Dinoflagellata (Peridinales)*. En Rabenhair, L. (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, Pts. 1-2. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1933-1937).
 Schilling, A. J., *Dinoflagellata (Peridinales)*. En Pascher, A. (Ed.), *Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. Heft 3. Jena: G. Fischer (1913).
 Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 148-164.

BIBLIOGRAFIA DE LAS CRIPTOFICEAS

- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 652-663.
 Graham, H. W., *Cryptophyta*. En Smith, G. M., *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 117-118.
 Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 3. En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1950). Págs. 1-78.
 Pascher, A., *Cryptomonadineae*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. Vol. 2: *Flagellatae*. Jena: G. Fischer (1913). Págs. 96-114.
 Pringsheim, E. G., "Some aspects of Taxonomy in the Cryptophyceae". *New Phytologist*, 52(2): 143-150 (1944).

DIVISION CRISÓFITOS

La división crisófitos comprende algas de color dorado o pardo-amarillento y organismos parecidos. A medida que va aumentando el número de los representantes de este grupo que van siendo estudiados, los límites de esta división quedan mucho mejor delineados. Así, en este texto, los crisófitos corresponden a sólo dos clases, la de las crisofíceas (algas pardoamarillentas o doradas) y la de las bacilariofíceas (diatomeas). En cuanto a la tercera clase, la de las xantofíceas (algas verdeamarillentas), incluida en general en el grupo de los crisófitos, consideramos aquí que tiene mayores afinidades con el grupo de los clorófitos (véase cap. 13).

Los pigmentos característicos de los crisófitos son parecidos a los de los pirrófitos y comprenden la clorofila *a*, algunas veces clorofila *c*, la diadinoxantina y la fucoxantina. Sin embargo, en los crisófitos, las sustancias de reserva consisten en grasas o aceites y en un polisacárido, la crisolaminarina (= leucosina). Este glúcido, parecido a la laminarina (véase cap. 11), posee las uniones glicosídicas β 1-3 y 1-6. En muchas especies, la pared celular, cuando existe, posee escamitas o puede estar formada por dos mitades enc. das una dentro de otra y estar impregnada de sílice, calcio o materia orgánica. Las células móviles tienen los flagelos insertos apical o subapicalmente.

CLASE CRISOFICEAS (Algas doradas)

Más de 75 géneros, con unas 300 especies, se distribuyen entre los diversos órdenes que forman esta clase. Entre ellas predominan las algas de agua dulce; sin embargo, existe un cierto número de especies marinas de importancia en el nanoplancton marino.

ESTRUCTURA CELULAR

Un gran número de las especies unicelulares más sencillas son flagelados desnudos, provistos de un delicado periplasto como en los géneros *Ochromonas* y *Chromulina* (fig. 10-1 D, F). Algunos de ellos tienen una característica lórica, que está abierta por un extremo, como en *Dinobryon* (fig. 10-1 A). Cuando existe una pared bien delimitada, como en algunos tipos nadadores y en muchos otros no nadadores, está formada principalmente por sustancias pécticas y puede estar constituida por dos mitades que encajan entre sí. En la pared de algunas especies puede encontrarse celulosa, aunque su presencia no es aún totalmente segura. La pared y el periplasto pueden presentar escamas superficiales (fig. 10-1 E), silíceas (fig. 10-2 A) u orgánicas (fig. 10-2 B). En los silicoflagelados existe un esqueleto interno, de estructura muy complicada (fig. 10-1 B); en cambio, los cocolitoforinos están caracterizados por la presencia de discos, anillos o placas, todos ellos calcificados, incluidos en la pared (fig. 10-1 H).

Las crisofíceas deben su característico color dorado o pardodorado a ciertos pigmentos carotenoides contenidos en uno o en dos cloroplastos de bordes lisos. La ultraestructura de dichos cloroplastos es parecida a la de los dinoflagelados y de las algas pardas. El cloroplasto contiene amontonamientos densos formados por tres pares de láminas (fig. 10-2 D). Normalmente, en los representantes de esta clase falta la clorofila *c*. Los pigmentos carotenoides son principalmente el β -caroteno, α -caroteno y un cierto número de pigmentos derivados de la xantofila; las xantofilas comprenden las características de la división, además de la luteína. Estos pigmentos enmascaran la clorofila y confieren a las células el característico color pardodorado. Puede existir una mancha ocular en la región anterior del cloroplasto.

En los cloroplastos son raras las estructuras del tipo de los pirenoides y, cuando existen, son

de función desconocida. Diversos gránulos pueden ir asociados con el cloroplasto y con el citoplasma. Con frecuencia se acumula crisolaminarina en forma de un gránulo citoplasmático grande y refringente, situado en la parte posterior de la célula. También existen en el citoplasma grasas y aceites con papel de reserva.

Las células parecen ser unicelulares y el núcleo posee nucléolos y una membrana nuclear bien diferenciada. Falta cualquier tipo de vacúolo central de gran tamaño; sin embargo, en las formas móviles pueden encontrarse vacúolos contráctiles situados en las proximidades de la inserción flagelar.

Al parecer, la mayoría de las especies son fotoautotróficas, pero muchas de las estudiadas son auxotróficas. Se conocen también formas incoloras, de vida saprofítica o fagotrófica. Se considera también que algunas formas pigmentadas son también capaces de ingerir sustancias alimenticias en forma de partículas.

MOVIMIENTO

En las células móviles existen uno o dos flagelos, que normalmente se encuentran insertos en la parte anterior. En el caso de las células biflageladas, uno de los flagelos posee mastigomas y el otro es liso. Si los dos flagelos son marcadamente desiguales en longitud (fig. 10-1 D), el flagelo liso es más corto; la reducción puede ser tan completa que solamente el flagelo barbulado sale al exterior, como en el caso *Chromulina* (fig. 10-1 F). Un grupo de especies biflageladas más bien pequeño está caracterizado por la presencia de dos flagelos iguales o prácticamente iguales, ambos lisos. Las formas triflageladas ya citadas (*Chrysochromulina*; fig. 10-1 G) son en realidad formas biflageladas pertenecientes a esta última serie con flagelos lisos, que tienen además una estructura de fijación arrollada en espiral, el haptonema. La ultraestructura del haptonema está formada por seis o siete fibras rodeadas por tres membranas concéntricas (fig. 10-2 C) y por ello difiere de la estructura flagelar consistente en dos fibras centrales y nueve pares periféricas recubiertas por una membrana. La mancha ocular se sitúa, cerca de la base hinchada de los flagelos.

DIVERSIDAD MORFOLOGICA

La diversidad de formas entre las crisofíceas

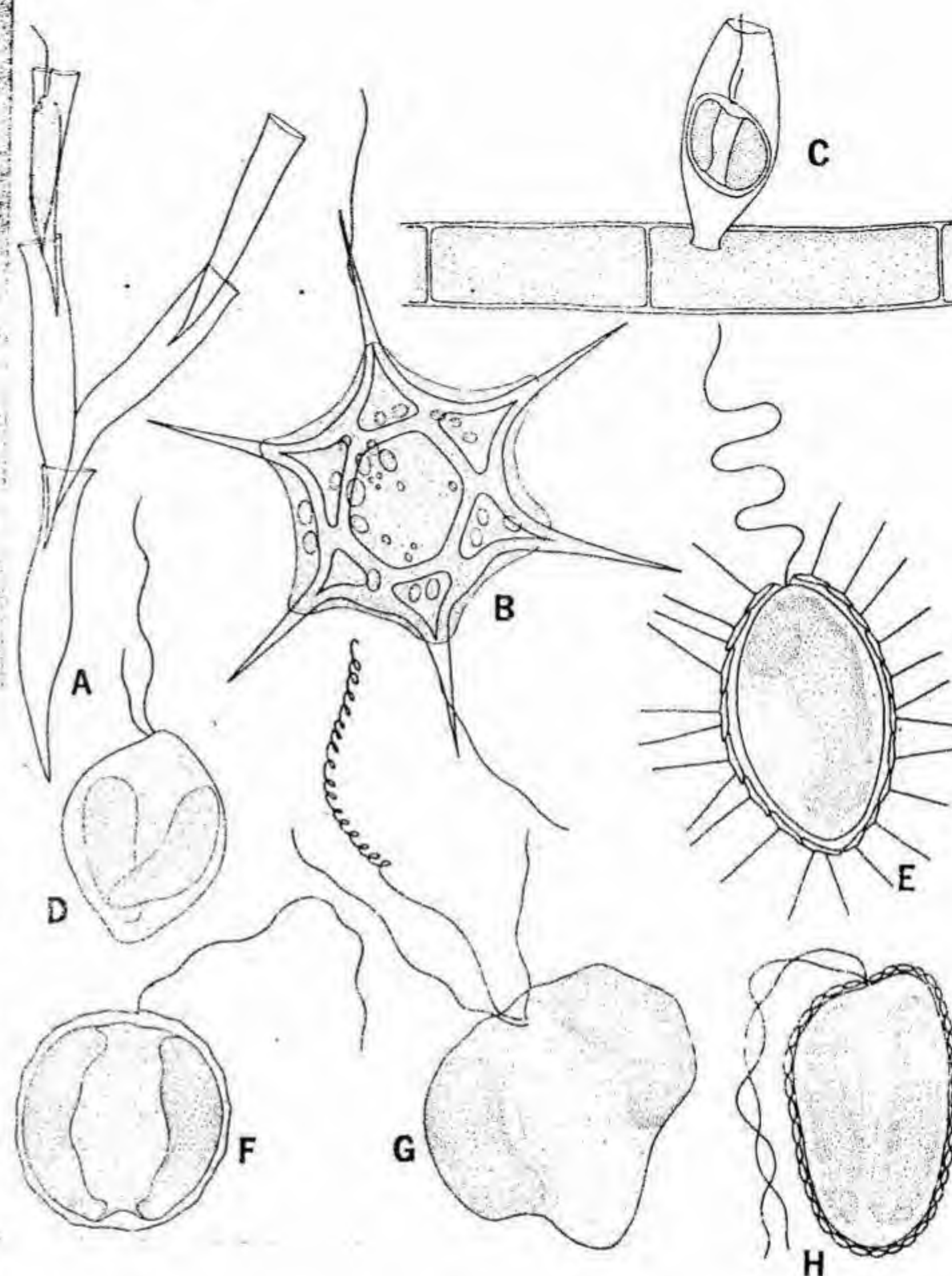


FIGURA 10-1. Diversidad morfológica de las crisofíceas flageladas: A, colonia con lórica, *Dinobryon*, x 1085; B, *Distephanus*, un silicoflagelado con esqueleto silíceo interno, x 1200; C, *Epipyxis*, con la lórica fija sobre un filamento de un alga, x 1000; D, *Ochromonas*, x 3200; E, *Mallomonas*, con escamas externas provistas de espinas, x 1000; F, *Chromulina*, x 2700; G, *Chrysochromulina*, con un haptonema en espiral, x 700; H, *Hymenomonas*, cocolitoforino con discos calcáreos externos, x 1000. (B, según R. E. Norris.)

es grande, aunque la mayoría de sus miembros son móviles. Entre ellos se incluyen formas ameboides unicelulares, como *Chrysamoeba* (fig. 10-3 F); flagelados unicelulares, como *Ochromonas*, *Mallomonas*, y *Chromulina* (fig. 10-1 D, E, F), y flagelados coloniales, como *Dinobryon* (fig.

10-1 A), que puede también ser unicelular, *Synura* y *Uroglena* (fig. 10-3 A, C). Las especies no móviles comprenden colonias palmeloides, como *Hydrurus* y *Chrysocapsa* (fig. 10-3 D, E, H, I), tipos cocoides, como *Epichrysis* (fig. 10-3 B), y una forma filamentosa, *Phaeothamnion* (fig. 10-3 G).

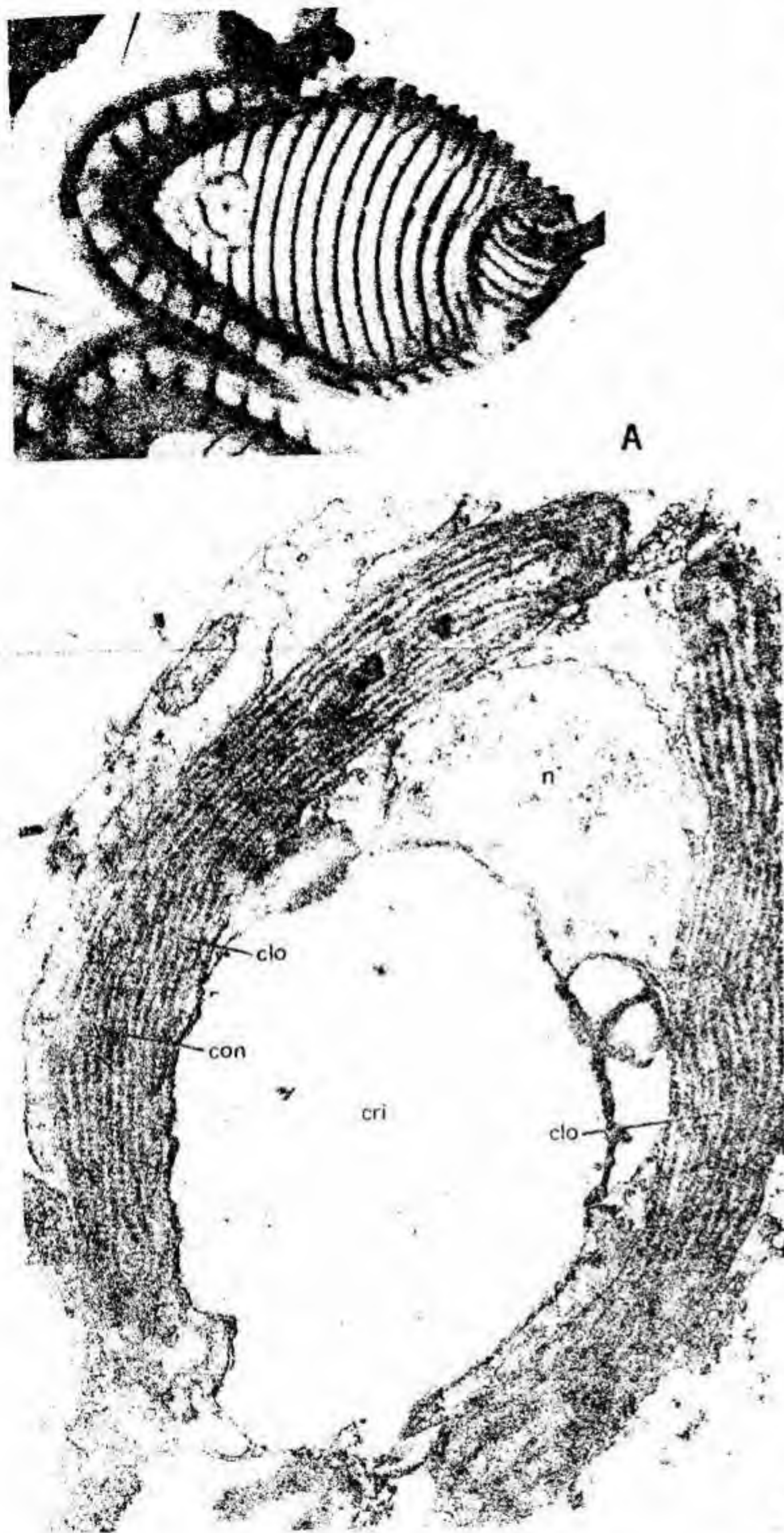


FIGURA 10-2 Ultraestructura de las crisofíceas: A, *Mallomonas*, micrografía electrónica de una de las escamitas silíceas, X 10 000; B, *Chrysoschemulina*, micrografía electrónica de tres escamitas orgánicas vistas por su cara interna, X 20 000; C, *Prymnium*, ultraestructura del haptonema en sección transversal, X 150 000; D, célula de *Ochromonas* mostrando un vacúolo con crisolaminarina (*cri*), o grano de crisolaminarina, condriosoma (*con*) y un gran cloroplasto de estructura laminosa (*clo*); en el estrecho espacio que separa el núcleo (*n*) del cloroplasto existen túbulos, X 15 000. (A, fotografía cedida por K. Harris y D. Bradley, y con permiso de la University Press, Cambridge; B, fotografía cedida por I. Manton, de Manton y Parke, con permiso del Council of the Marine Biological Association of the United Kingdom; C, fotografía cedida por I. Manton y G. F. Leedale, de Manton y Leedale, *Archiv für Mikrobiologie*, vol. 45, págs. 285-303, 1963, Springer Verlag, Berlín-Göttingen-Heidelberg; D, fotografía cedida por Sarah P. Gibbs, y con permiso del *Journal of Cell Biology*, 1).

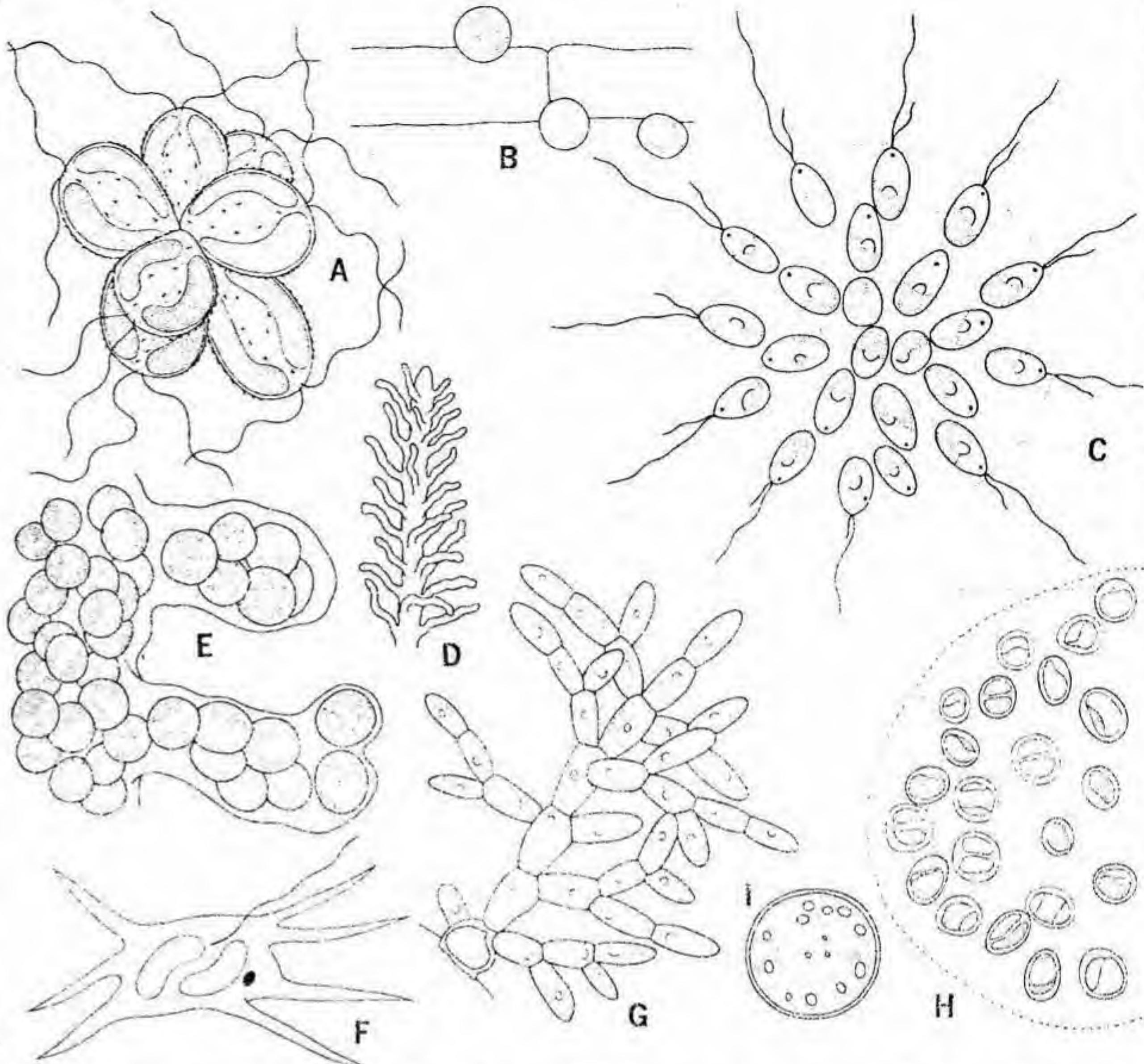
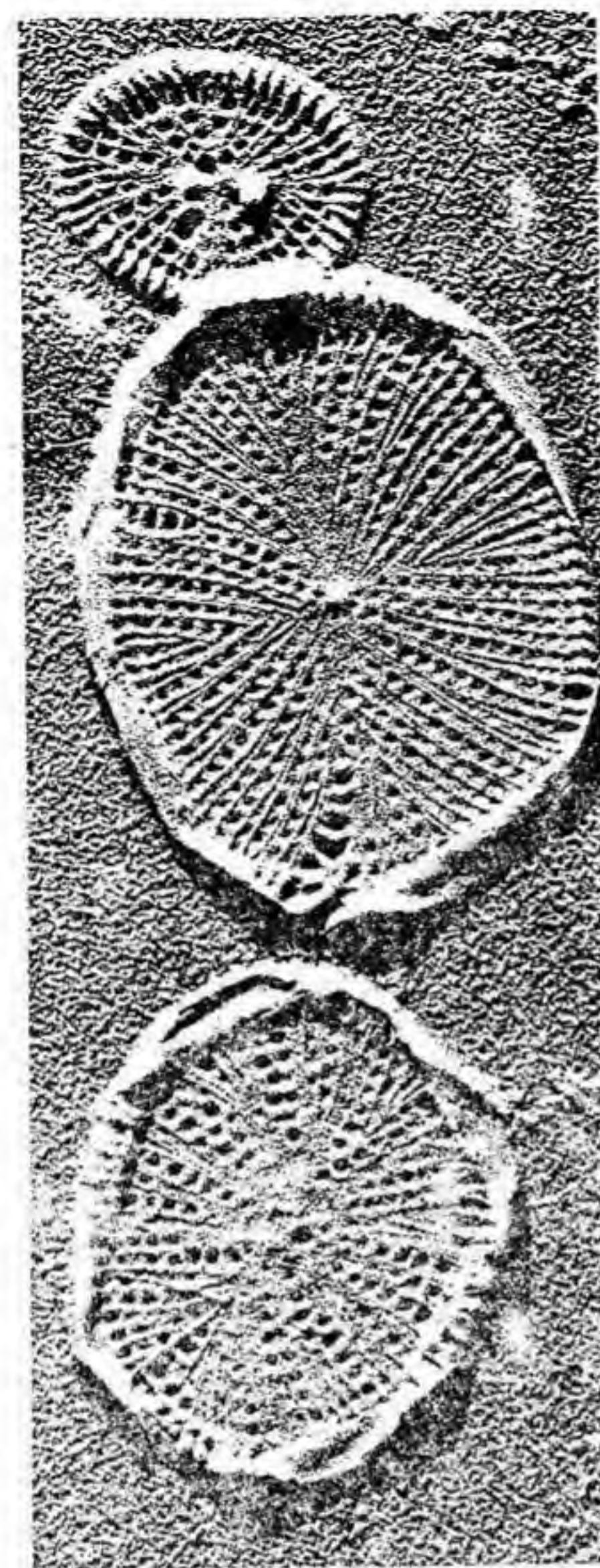


FIGURA 10-3 Diversidad morfológica en las crisofíceas. A, C, células coloniales nadadoras: A, *Synura*, X 2700; C, *Uroglena*, X 600. B, forma cocoide, *Epichrysis*, epifítica sobre un alga filamentosas, X 930. D, E, H, I, formas palmeloides: D, E, *Hydrurus* (D, aspecto macroscópico, X 50; E, detalle de la colonia, X 1000); H, I, *Chrysocapsa* (H, colonia, X 500; I, célula aislada, X 3000). F, forma ameboide flagelada (*Chrysamoeba*, X 1200). G, forma filamentosas ramificada (*Phaeothanion*, X 500).

REPRODUCCION

En la mayoría de las especies es normal la producción de zoósporas, provistas de uno o de dos flagelos apicales. En los géneros móviles, la reproducción se realiza por división longitudinal de la célula que produce dos zoósporas. En las formas no móviles, las zoósporas son en general parecidas al biflagelado *Ochromonas* o al uniflagelado *Chromulina* (fig. 10-1 D, F).

En muchas crisofíceas se encuentra un tipo de célula de reposo denominada estatóspera o

ciste. Dentro de una sola célula se forma una sola estatóspera que puede quedar fuertemente silicificada en toda su periferia, con la excepción de una pequeña abertura obturada por un tapón no silíceo (fig. 10-4 A, B). En condiciones favorables, la estatóspera sale de su reposo y germina, generalmente liberando una o dos células móviles (zoósporas), que salen por el poro que ha quedado después de haber sido disuelto el tapón (fig. 10-4 C).

La reproducción sexual es rara. En algunas especies se ha encontrado reproducción sexual

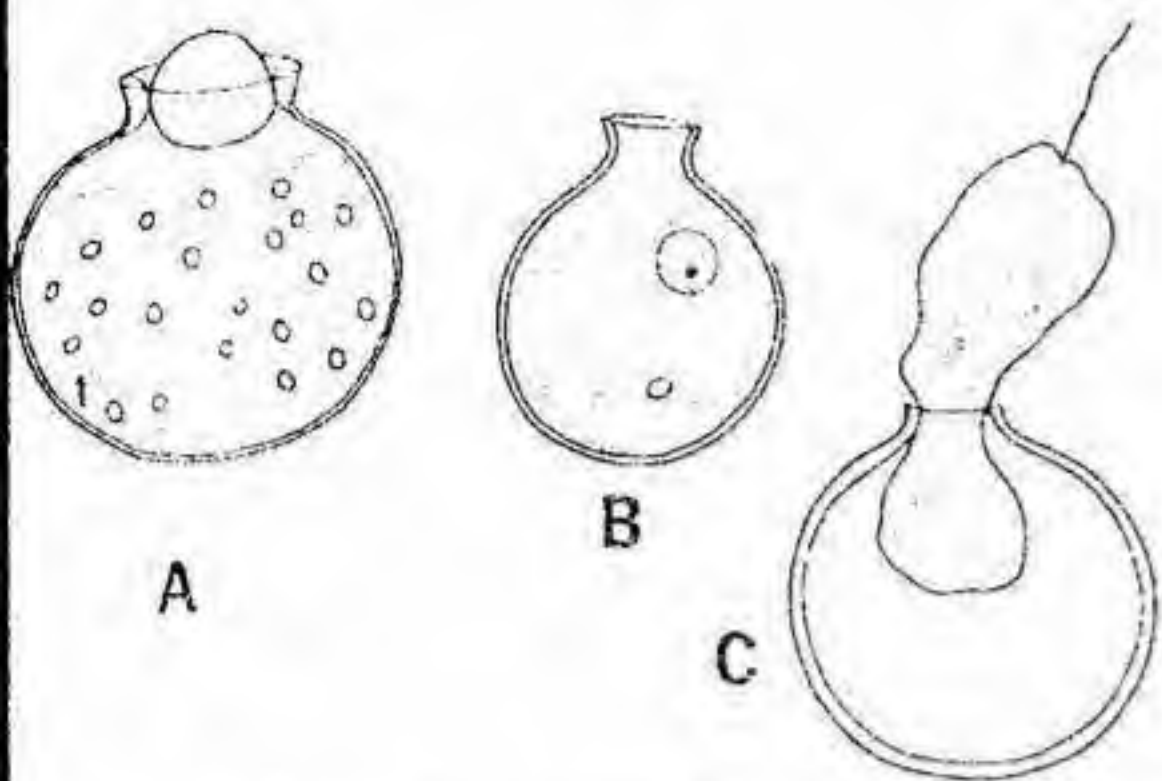


FIGURA 10-4 Formación de estatósporas en las crisofíceas. A, B, estatósporas maduras: A, con obturador (*Ochromonas*, x 3060); B, sin obturador (*Ochromonas*, x 1000). C, germinación de una estatóspora (*Chromulina*, x 1000). (C, según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

sógama, con gametos biflagelados. En los cocolitoforinos marinos se ha puesto de manifiesto la presencia de una alternancia de fases en el ciclo vital. La fase móvil es evidentemente diploide y alterna con una forma palmeloide o cocoide no móvil, haploide. Hasta ahora, se desconoce la ubicación exacta de la singamia y de la meiosis en el ciclo vital.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Las especies dulciacuícolas de las algas doradas son frecuentes en el plancton de los lagos, particularmente durante las estaciones frías del año, en que dichas algas pueden llegar a ser abundantes. Se conoce una especie de *Ochromonas* que confiere un brillo dorado a los estanques sombreados de los bosques. Las células de dicha especie están encerradas en una cubierta mucilaginosa y se acumulan sobre la superficie del agua. Las zoósporas quedan libres en el interior del material mucilaginoso y pueden así nadar hasta otro punto situado sobre la película superficial. Algunas especies son también comunes en las corrientes frías y rápidas de montaña, en las fuentes, en los estanques donde brota agua y en los charcos sombreados. Las aguas ácidas, como las que se encuentran entre los esfagnos de las turberas, están habitadas por un gran número de pequeñas y delicadas formas que pueden ser móviles, libremente flotantes, epifíticas o endofíticas. Muchas de ellas viven en los charcos de la zona intermareal y en las lagunas saladas, con frecuencia en números suficientemente elevados

como para conferir a las aguas un color pardoso. Las crisofíceas móviles del nanoplancton del Mar del Norte se consideran como los productores primarios de alimento más importantes en aquella zona. Los cocolitoforinos predominan con frecuencia en el citoplancton del Mediterráneo meridional y de los océanos cálidos, como el Índico y el Atlántico tropical.

IMPORTANCIA Y USOS

Las crisofíceas no tienen para el hombre una importancia directa. Sin embargo, al igual que todos los grupos fotosintéticos que comprenden especies que nadan o flotan libremente en el agua, desempeñan un importante papel indirecto como productores primarios, tanto en las aguas dulces como en los hábitats marinos. La comprensión de su verdadera importancia seguramente aumentaría con el conocimiento futuro del nanoplancton de las aguas frías.

FILOGENIA

Las crisofíceas presentan características paralelas a las dinofíceas, xantofíceas y clorofíceas por lo cual se ha supuesto que las tres clases deben tener precursores comunes. Las crisofíceas se consideran íntimamente relacionadas con otros grupos de flagelados. Muchos zoólogos las consideran como protozoos debido a su forma desnuda, parecida a la de los protozoos. Algunos de ellos han supuesto que alguna crisofícea no pigmentada podría haber servido como progenitor de la línea de los metazoos que ha conducido, en último término, a los mamíferos. Se ha supuesto también que la auxotrofia puede estar relacionada con otras tendencias animales. Dentro de los grupos de las algas, las crisofíceas han llegado seguramente a un punto muerto evolucionario. Sin embargo, los puntos de contacto, en lo que se refiere a los pigmentos y a la dotación de flagelos de las crisofíceas y de las formas flageladas de las feofíceas, han llevado a algunos a la especulación de la posibilidad de un origen de las algas pardas que podría situarse en algún precursor pardoso.

Las partes silicificadas de los silicoflagelados y las partes calcificadas de los cocolitoforinos son componentes importantes de los depósitos de silicatos y carbonatos que se sedimentan actualmente en el mar. De modo semejante, las crisofíceas

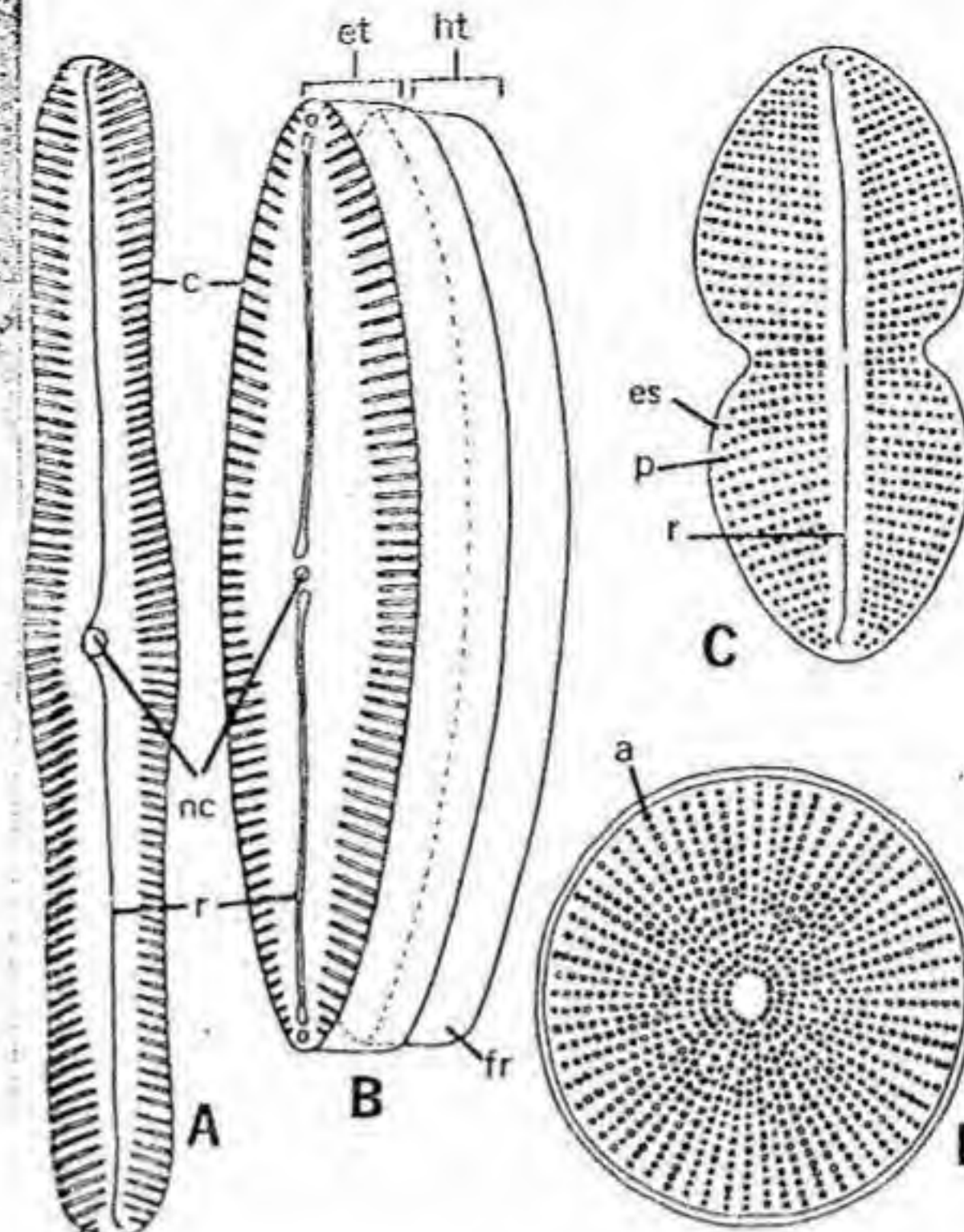


FIGURA 10-5 Simetría y ornamentación de las valvas en las bacilariofíceas. A-C, formas pennadas (A, B, *Pinnularia*, x 480; C, *Navicula*, x 590). A, aspecto valvar; B, aspecto de la valva y el cíngulo (*Coscinodiscus*, x 125). fr, frústulo; r, rafe; nc, nódulo central; es, estría; c, costilla; a, poros; ht, hipoteca; et, epiteca; a, areola.

se vienen encontrando desde hace mucho tiempo en el registro fósil y muchas especies fósiles bien conocidas han contribuido de modo significativo a la formación de depósitos marinos durante el cretácico y periodos posteriores.

CLASE BACILARIOFICEAS (Diatomeas)

Esta clase incluye 190 géneros que comprenden más de 5500 especies. Algunas estimaciones de las especies fósiles (que representan unos 70 géneros) nos aumentan éstas hasta un número de 10 000. Las diatomeas son componentes importantes, tanto de los hábitats marinos como de los de agua dulce actuales y también están bien representadas en el registro fósil. Algunos géneros se encuentran tanto en las aguas dulces como en los medios marinos, mientras que otras son privativas de uno o de otro; se conocen algunos géneros exclusivos del registro fósil.

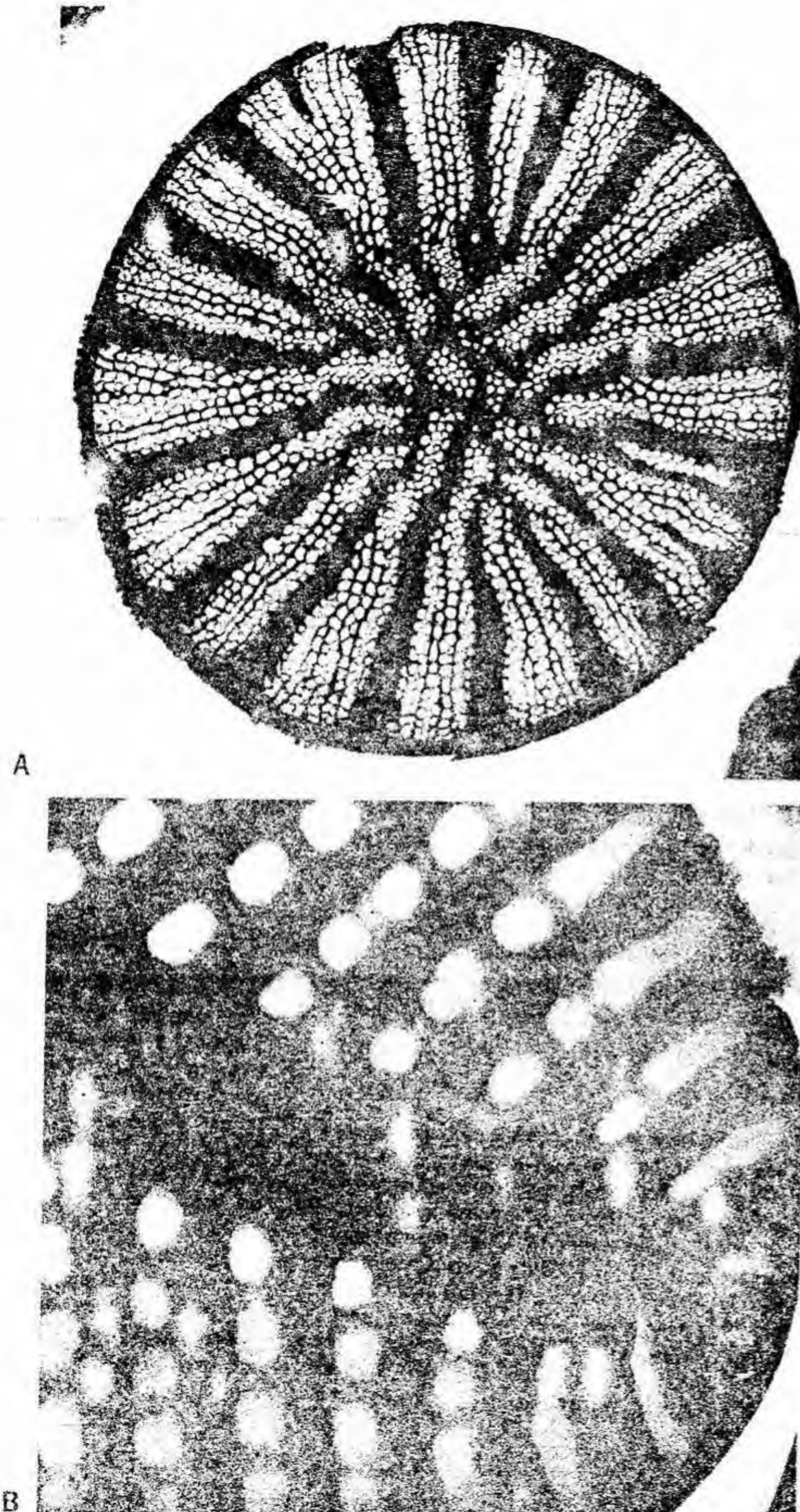
ESTRUCTURA CELULAR

La célula de las diatomeas es muy compleja, formada por dos partes que encajan entre sí como las dos mitades de una caja de betún. Estas mitades, frecuentemente denominadas frústulos, contienen generalmente grandes cantidades de sílice, hasta un 95 % del total de su peso. El frústulo externo, que recubre en parte al otro, es la epitheca, mientras que el frústulo interno es la hipoteca (fig. 10-5 B). Cada frústulo está formado por una valva aplanada o convexa provista de una banda de unión unida a lo largo de su borde.

La parte lateral de cada una de las valvas que encaja una sobre la otra constituye la región del cíngulo de modo que cuando observamos una diatomea de lado obtenemos una visión de la región del cíngulo (fig. 10-5 B). Pueden existir bandas intercalares (cúpulas) que separen los dos frústulos y formen así una amplia zona del cíngulo. La parte plana superior o inferior de la célula se denomina valva y cuando observamos esta parte de la diatomea obtenemos una visión valvar (fig. 10-5 A).

La sílice se deposita sobre el material constituyente de la pared, que se considera generalmente como una sustancia péctica. Varía en espesor y en abundancia de una a otra región, con lo cual se forma un dibujo debido a la alternancia de regiones finas y regiones gruesas, que corresponde a un grabado característico de poros y de costillas alargadas, especialmente sobre la valva. En algunas diatomeas, las paredes pueden estar débilmente silicificadas o solamente una de las valvas puede contener sílice.

Las grabaduras de las paredes pueden ser de tres tipos: aréolas, costillas y puntos. Las aréolas (fig. 10-6 A) son áreas delgadas limitadas por engrosamientos de material silíceo. Dentro de una cavidad areolar se encuentra un conjunto de finos poros denominados aréolas secundarias (fig. 10-6 B), que a su vez pueden resolverse en poros aún más finos o pueden poseer rebordes interiores que limitan los bordes de la aréola. Los puntos son en realidad aréolas pequeñas y menos complicadas. En muchas diatomeas, los puntos están dispuestos en un orden lineal y tan próximo entre sí que aparecen como finas líneas, denominadas estrías (fig. 10-5 C). Estas estrías pueden encontrarse entre costillas bien diferenciadas (figs. 10-5 A, B, 6 B, C). Generalmente, la mayor parte de las observaciones al microscopio



C

FIGURA 10-6 Ultraestructura de los frústulos de las diatomeas: A (arriba, a la izquierda), *Cyclotella cryptica*, una especie céntrica, x 18 000; B, (abajo, a la izquierda) *Navicula pelliculosa*, una especie pennada, mostrando la estructura fina de los poros, x 66 000; C, (arriba) *Nitzschia thermalis*, una especie pennada, x 17 000. (Fotografías cedidas por B. Reinann.)

lumínico resuelven solamente las aréolas primarias (fig. 10-5 D), las estrias formadas por posibles puntos (fig. 10-5 C) y las costillas (fig. 10-5 A, B). A resultas de la presencia de estos poros en la pared, la membrana protoplasmática interior no está completamente protegida frente al medio acuático externo, por lo cual pueden segregarse a través de estos poros diversas sustancias mucilaginosas. La totalidad de una célula o de una colonia de células puede estar envuelta con frecuencia por una capa mucilaginosa de naturaleza desconocida. Todas las células de aspecto redondeado o triangular en visión valvar (con simetría radial) se incluyen dentro del grupo de las diatomeas céntricas (figs.

10-5 D, 6 A) y las que aparecen más rectangulares en visión valvar (con simetría bilateral) se denominan diatomeas pennadas (figs. 10-5 A-C, 6 B, C). Algunos autores consideran que esta clasificación basada sobre la simetría es artificial.

En la mayoría de las diatomeas pennadas se encuentra, hacia el centro de la valva, un surco o fisura vertical no silicificado, la rafe (fig. 10-5 B, C), que puede ser recta, ondulada o sigmoide. En algunas formas, la rafe se encuentra en un canal, la quilla (fig. 10-6 C). Generalmente, la rafe se encuentra en ambas valvas pero puede estar solamente en una de ellas o faltar del todo. En la región central de la rafe se encuentra un espesamiento esférico, el nódulo central; y en cada extremo de dicho surco pueden encontrarse hinchamientos parecidos, los nódulos polares (fig. 10-5 A, B). La rafe parece estar íntimamente relacionada con el movimiento. En las diatomeas pennadas que carecen de rafe se encuentra un área clara entre las series de estrias o de costillas que se denomina pseudorafe.

La célula posee un vacúolo central y uno, dos o muchos cloroplastos parietales amarillos o pardos, que pueden ser lobulados, perforados, discoidales o acintados. Las diatomeas céntricas tienen en general muchos cloroplastos, mientras que las diatomeas pennadas suelen tener solamente uno o dos de ellos. La ultraestructura del cloroplasto es parecida a la de las crisofíceas (fig. 10-2 D), dinofíceas y feofíceas (fig. 11-4 D). Los pigmentos verdes, clorofila *a* y clorofila *c*, están enmascarados por carotenoides. Estos pigmentos accesorios comprenden tres carotenos (α -caroteno, β -caroteno, ϵ -caroteno) y ciertas xantofilas que se encuentran también en las crisofíceas. La diatoxantina se consideró al principio como la única propia de las bacilariofíceas; sin embargo, se ha publicado recientemente el hallazgo de su presencia en una especie flagelada perteneciente al grupo de las crisofíceas. La fucoxantina, el pigmento carotenoides que se encuentra con mayor abundancia, es responsable del color característico de las diatomeas.

Las células son uninucleadas, con el núcleo, grande y bien organizado, ubicado en el centro de la célula. Existe una membrana celular bien diferenciada y uno o varios nucléolos. En las diatomeas pennadas el núcleo se encuentra frecuentemente localizado en un puente citoplasmático que atraviesa por el centro el gran vacúolo central. Las células de las bacilariofíceas son, según parece, diploides durante su fase vegetativa. Cuando aparece la división celular, se segrega una

nueva valva por parte de cada uno de los frústulos, en el punto donde estaban unidas las anteriores. Cada frústulo de la célula que se ha dividido se convierte en la epitoca de cada una de las células hijas.

Las diatomeas son principalmente autotróficas. A diferencia de las algas doradas, la mayoría de las diatomeas no requieren una fuente externa de vitaminas. Sin embargo, un cierto número de especies planctónicas estudiadas requieren vitamina B₁₂. Se ha observado que muchas diatomeas pennadas viven heterotróficamente, mientras que ello es infrecuente en las diatomeas céntricas estudiadas. Unas pocas diatomeas son incoloras y seguramente son saprofíticas.

Las reservas de alimentos se almacenan en forma de grasas y aceites, así como en forma de crisolaminarina. Las gotitas de grasa se encuentran, en el interior de los cloroplastos y en el citoplasma, en forma de grandes gotas redondeadas. En los cloroplastos de algunas diatomeas se encuentran cuerpos parecidos a los pirenoides, y las microfotografías electrónicas muestran glóbulos lipídicos densos agrupados cerca de ellos, aunque no adosados a ellos.

MOVIMIENTO

Sólo las diatomeas pennadas que poseen una rafe son capaces de desplazarse. Su movimiento es más o menos espasmódico, o bien un desplazamiento suave como de deslizamiento. Se han encontrado velocidades para este movimiento que oscilaban entre 0.2-25 micras/segundo. La trayectoria seguida parece ir ligada a la forma de la rafe, y la intensidad del movimiento depende probablemente de las condiciones de luz. El mecanismo de este movimiento, incompletamente comprendido, se realiza según se cree con la intervención de corrientes citoplasmáticas por el interior de la rafe en forma de V. El rozamiento creado por el citoplasma en movimiento, que puede estar en contacto directo con el medio externo, establecería, según se cree, corrientes en el agua adyacente que provocarían el movimiento de la célula. Otras teorías hacen intervenir aquí unas ciertas oscilaciones de fibras proteicas protoplasmáticas.

En las diatomeas céntricas móviles, se producen planósporas uniflageladas o biflageladas. En la mayor parte de los casos, dichas planósporas han sido generalmente interpretadas como gametos masculinos.

CLASIFICACION Y MORFOLOGIA

En general se distinguen dos órdenes, el de las centrales o diatomeas céntricas, y el de las pennales o diatomeas pennadas (fig. 10-5 A-D). Estos dos órdenes se separan basándose en la forma, grabado de las paredes, número de cloroplastos, presencia de formas móviles y frecuencia de producción de estatósporas. Las dos principales líneas de evolución de las diatomeas son análogas a los dos órdenes reconocidos. Las centrales presentan simetría radial, generalmente con valvas circulares, como en *Coscinodiscus* (fig. 10-5 D), pero algunas veces son triangulares, como en *Triceratium* (fig. 10-7 A), o alargadas como en *Biddulphia* (fig. 10-7 B). En general, las pennales tienen simetría bilateral, con las valvas alargadas, como en *Navicula* (fig. 10-5 C), pero algunas veces pueden ser asimétricas en visión valvar, como en *Cymbella* (fig. 10-7 C) y *Gomphonema* (fig. 10-7 G). En las centrales vistas desde la valva, las esculturas presentan una disposición radial (figs. 10-5 D, 6 A); en las pennales, los grabados de la valva se disponen en dos series longitudinales a cada lado de la línea media (figs. 10-5 A-C, 6 C). También en las centrales se encuentran espinas y apéndices externos, así como bandas intercaladas en la región del cíngulo. Como ya observamos, en las formas céntricas no existe rafe ni pseudorafe.

Muchas diatomeas, entre las cuales se incluyen especies de *Navicula*, *Pinnularia* y *Coscinodiscus*, viven independientes y libres. Otras, como diversas especies de *Biddulphia*, pueden agregarse laxamente para formar cadenas filamentosas irregulares, con las células adyacentes reunidas entre sí por almohadillas mucilaginosas que originan una colonia en zig-zag. Diversas especies de *Gomphonema* forman colonias pedunculadas, dendroides, mientras que *Asterionella* (fig. 10-7 H) forma colonias en forma de estrella. Algunas diatomeas, tanto céntricas como pennadas, forman largas colonias cadeniformes constituidas por células con las caras valvares unidas entre sí, como en *Melosira* (fig. 10-7 D) y *Fragilaria* (fig. 10-7 F). En la constitución de las colonias filamentosas de algunas centrales, como *Chaetoceros* (fig. 10-7 E), aparecen largas prolongaciones en forma de espina. En una especie de *Navicula* (con frecuencia situada en un género separado, *Schizonema*), las células se agregan formando largos y laxos tubos mucilaginosos en cuyo interior se encuentran las células de las diatomeas (fig. 10-7 I, J). Estos

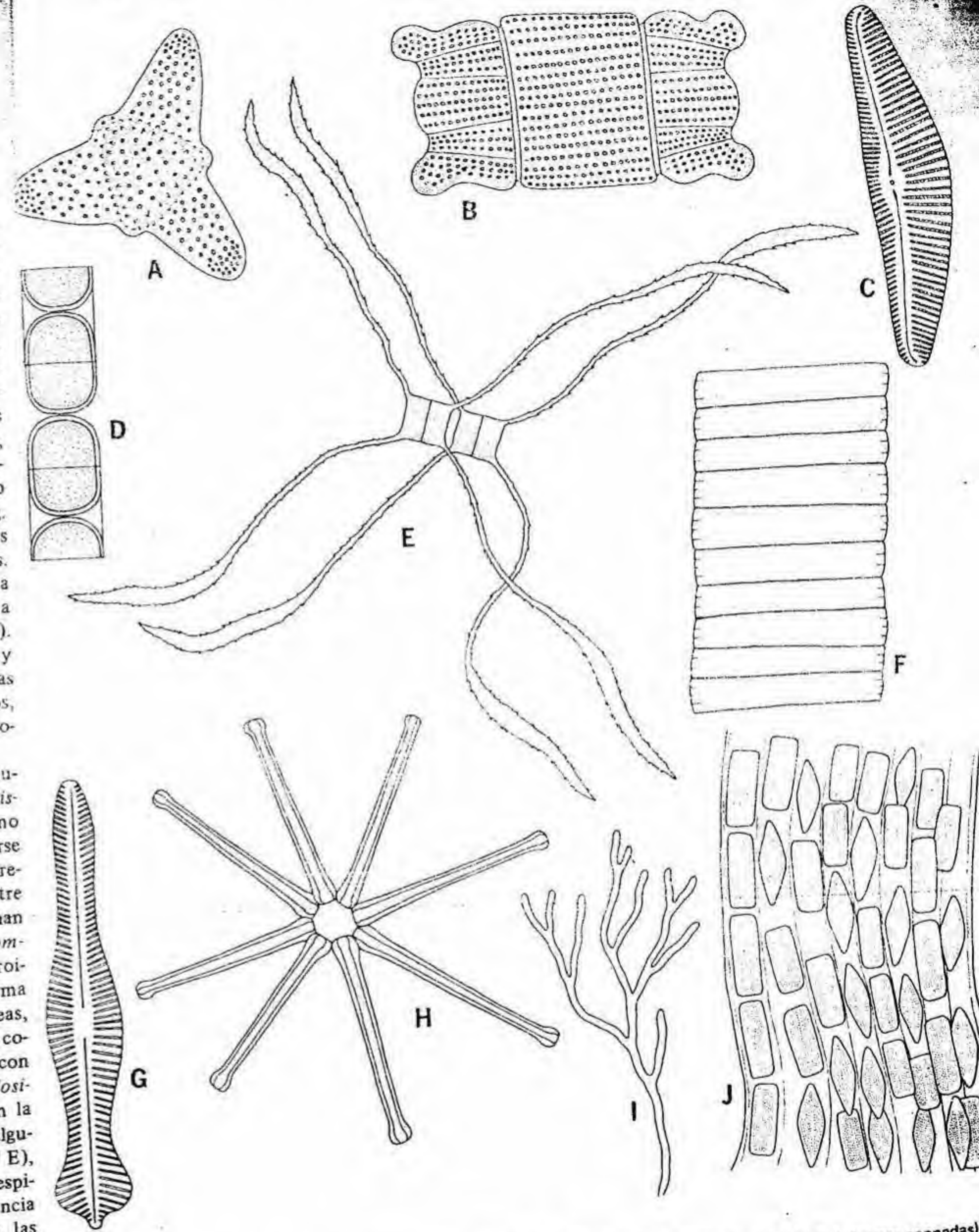


FIGURA 10-7 Diversidad morfológica en las bacillariofíceas (A, B, D, E, formas céntricas; C, F-J, formas pennadas). A-C, G, representantes unicelulares: A, *Triceratium*, visión valvar, x 545; B, *Biddulphia*, visión lateral, x 475; C, *Cymbella*, visión valvar, x 545; G, *Gomphonema*, visión valvar, x 1250. D-F, H-J, representantes de organización colonial: D, *Melosira*, visión lateral, x 640; E, *Chaetoceros*, visión lateral, x 500; F, *Fragilaria*, visión lateral, x 750; H, *Asterionella*, visión lateral, x 1000; I, J, *Navicula*, una especie colonial; I, aspecto macroscópico, x 3,5; J, detalle de la colonia, x 520.

tubos, reunidos por una matriz mucilaginosa común, constituyen filamentos cordiformes ramificados, observables macroscópicamente (fig. 10-7 I).

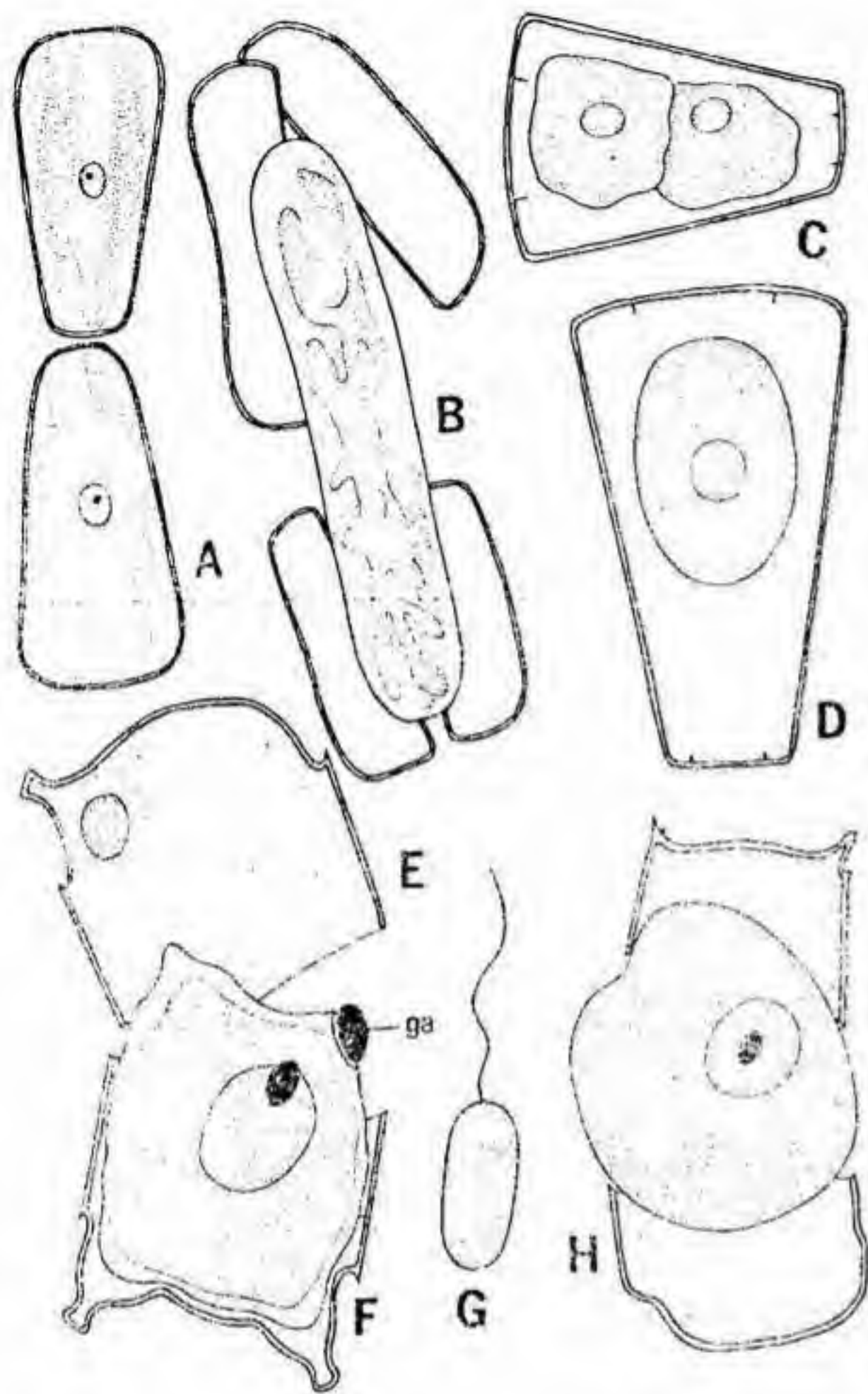


FIGURA 10-8 La reproducción sexual en las bacilariáceas. A, B, formación de una auxóspora entre dos células hijas (*Surirella*, X 300). C, D, formación de una auxóspora con la intervención de una sola célula (*Gomphonema*): C, gametos, X 600; D, cigoto, X 700. E-H, formación de una auxóspora mediante oögamia: E, F, H (*Biddulphia rhombus*, X 400); E, gameto masculino inmóvil dentro del frústulo; F, fusión con el núcleo del gameto masculino (ga) aún separado; G, espermatozoide uniflagelado (*Chaetoceros eibonii*, X 2000); H, cigoto en el momento de ser liberado fuera de una célula, X 400. (A, B, según Fott, *Algenkunde*, con permiso de G. Fischer; C, D, según Patrick, de "Sexual Reproduction in Diatoms," en *Sex in Microorganisms*, copyright 1954 de la American Association for the Advancement of Science; E, F, H, según V. Stosch, *Archiv für Microbiologie*, vol. 23, págs. 327-365 (1956), Springer-Verlag, Berlín-Göttingen, Heidelberg; G, según V. Stosch, *Die Naturwissenschaften*, 1958, pág. 141, Springer-Verlag, Berlín-Göttingen-Heidelberg.)

REPRODUCCION

El principal tipo de reproducción de las diatomeas es el vegetativo, mediante bipartición celular. Como ocurría en los dinoflagelados, la intensa velocidad de división que puede alcanzarse cuando las condiciones son óptimas llega a producir densas floraciones, que confieren al agua una marcada coloración parda que se extiende a lo largo de grandes superficies. Según parece, la presencia de la sílice es una necesidad absoluta para la división celular de muchas de las diatomeas, de modo que el número de células se mantiene proporcional a la cantidad de dióxido de silicio existente (siempre y cuando los demás nutrientes no sean limitantes). Puesto que los dos frústulos de la célula que se divide actúan como epiteca de las dos células hijas resultantes, se va produciendo una disminución gradual del tamaño de algunas de las células de la población. En último término, después de realizarse la fusión entre dos protoplastos, se producen nuevas células, que restauran el tamaño medio característico de la especie (véase más abajo). Algunas poblaciones de diatomeas no presentan esta disminución de tamaño. La plasticidad de las células débilmente silicificadas puede ser la causa de esta capacidad para recuperar el tamaño y la forma original después de la división de la célula. En poblaciones de laboratorio no se producen reproducciones sexuales en los cultivos que mantienen un tamaño celular constante. En cambio, en poblaciones de laboratorio parecidas, en las que el tamaño medio disminuye, se observa la formación de auxósporas (como veremos más abajo).

El tipo de reproducción sexual varía según la clase. Puede ser isógama, anisógama u oógama, con la célula vegetativa diploide y la meiosis situada durante la gametogénesis. Generalmente, se desarrolla sólo uno de los dos gametos. El cigoto resultante de la singamia se denomina auxóspora. Puede haber fusión entre dos núcleos haploides procedentes de las mismas células predecesoras, un caso de autogamia (fig. 10-8 C, D). En las pennales, las auxósporas se producen generalmente por fusión de gametos —que pueden tener o no el mismo tamaño— procedentes de dos individuos distintos (fig. 10-8 A, B); en general, estas células han sido producidas por la misma célula madre. Una auxóspora crece hasta alcanzar de dos a tres veces el tamaño original de la célula productora del gameto. Se realizan dos mitosis, cada una de las cuales origina un solo núcleo sobreviviente. Después de cada mitosis se

segrega una nueva cubierta silicificada, lo cual explica que la auxóspora tienda a tener las dimensiones máximas de la especie. La pared de la auxóspora puede ser lisa o poseer relieves característicos parecidos o distintos a los de la célula vegetativa. El proceso de la formación de la auxóspora tiene lugar de modo ocasional en el seno de una población, y, en algunos géneros, posiblemente tiene lugar de cada dos a cinco años. Va seguida por un prolongado período de reproducción vegetativa mediante división celular. En algunas diatomeas que viven en aguas salobres (de salinidad menor que la del medio marino) la formación de auxósporas tiene lugar solamente cuando el medio sufre dilución.

En las diatomeas céntricas, como en *Biddulphia*, puede producirse oögamia (fig. 10-8 E-H). Algunas células producen un solo huevo; otras producen de cuatro a muchas células masculinas flageladas. Los flagelos, en número de uno o de dos (fig. 10-8 G), pueden estar insertos en posición anterior o lateral. Solamente se ha encontrado oögamia en diatomeas pennadas.

Las estatósporas o cistes endógenos, con paredes en dos partes, son producidas solamente por algunas diatomeas céntricas y son más frecuentes en las especies marinas.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Las diatomeas gozan de una amplia distribución tanto en los medios dulciacuícolas como en los marinos; las centrales son sobre todo marinas, y la mayor parte de las especies pennales se encuentran en el agua dulce. Estas algas pueden encontrarse flotando libremente en el plancton o bien fijadas sobre los sustratos sólidos, encima del lino del fondo, en los pantanos salados y unidas como epífitos sobre otras algas y plantas acuáticas. Se encuentran también en el suelo, sobre la corteza de diversos árboles, sobre los viejos muros de ladrillo, sobre paredes rocosas y en casi todos los lugares húmedos. Su amplia distribución tiene que ver con la falta de auxotrofia en la mayoría de ellas y la amplia especificidad de las formas que requieren vitaminas.

Las diatomeas se encuentran en grandes cantidades en el fitoplancton, en donde pueden desarrollarse en forma explosiva. En algunas ocasiones pueden encontrarse en las zonas marinas próximas a la costa densidades de muchos millones de células por litro. La presencia de muchas especies extremadamente pequeñas en el nano-

plancton tiene una considerable significación al establecer el papel de estos pequeños organismos dentro de la producción primaria.

Con frecuencia, es en las aguas marinas más frías en donde las diatomeas alcanzan el máximo de su abundancia. Uno de estos máximos se presenta a finales de primavera o a principios de verano, cuando el agua empieza a calentarse y la cantidad de radiación solar aumenta. Más tarde, a medida que los elementos nutritivos esenciales van haciéndose limitantes y que los pequeños animales se alimentan de ellas, la producción desciende rápidamente. Cuando los elementos nutritivos limitantes son reintegrados al agua o devueltos hasta su superficie en forma asimilable para las diatomeas, se produce una segunda floración intensa. Esto ocurre generalmente a finales de verano o a principios de otoño. Poco tiempo después el agua se enfría, la cantidad de radiaciones solares disminuye y la población de diatomeas desciende aun cuando los elementos nutritivos no sean ya limitantes. En los estanques y lagos de agua dulce pueden presentarse períodos de abundancia semejantes.

Aunque las algas de agua dulce se encuentren en una gran variedad de hábitats, la mayoría de ellas se presentan en las masas de aguas quietas (lagos y lagunas) y en las aguas circulantes (ríos y pequeñas corrientes). La distribución de estas algas está relacionada con factores de espacio (vertical y horizontalmente) y de tiempo (periodicidad estacional). La temperatura es el factor que desempeña el papel más importante en la determinación de la distribución del fitoplancton en las aguas no circulantes de la región templada, puesto que se establece un ciclo anual de temperatura que provoca la estratificación vertical de la masa de agua. Al llegar la primavera, las aguas sufren un proceso de constante mezcla gracias a la acción de los vientos y al efecto de enfriamiento, debido a las bajas temperaturas del aire que actúan sobre las capas superficiales del agua. El resultado de estas influencias es una masa de agua no estratificada, de temperatura relativamente uniforme. Cuando las aguas superficiales se calientan, las capas altas se hacen gradualmente estables, con lo cual se hace imposible una mezcla a fondo. Esto corresponde al período de estratificación de verano. Al llegar el otoño, las capas superficiales vuelven a enfriarse y se hacen más densas (el agua alcanza un máximo de densidad a los 4°C y no a los 0°C), lo cual es causa de que se hundan hacia el fondo. Los vientos capaces de romper la estabilidad de las capas

superiores contribuyen al mezclado, que conduce al volteo y mezcla completos de las aguas, característico del otoño. La duración de esta mezcla completa depende de las condiciones meteorológicas, al igual que de la profundidad del lago. Si el lago queda cubierto por hielo se originará una estratificación invernal, puesto que el agua más cálida será la del fondo. El hielo recubre el lago y no deja que la acción del viento mezcle las aguas. En los trópicos existe generalmente una pequeña variación anual de temperaturas, con lo cual la mezcla se efectúa cuando se suceden rápidamente diversos períodos de enfriamiento, o bien en regiones en donde épocas lluviosas alternan con épocas secas. En estos casos la mezcla se produce durante la época seca.

Aunque la temperatura es seguramente el factor más importante que influye sobre la distribución vertical del fitoplancton de las aguas dulces, debemos tener también en cuenta la acción de la luz, del oxígeno y de los elementos nutritivos. Por ejemplo, la intensidad de la luz determina los límites inferiores en los cuales se realiza la fotosíntesis. Cuando existe una elevada intensidad luminosa, la utilización del exceso de luz depende de la temperatura. La fotosíntesis máxima se produce en estos casos a una cierta profundidad por debajo de la superficie, que va ligada a la transparencia del agua. La disponibilidad de oxígeno está relacionada con la temperatura, puesto que el agua puede disolver más oxígeno cuanto más baja es la temperatura. La disponibilidad de elementos nutritivos puede ser limitante en ciertos lagos. Como ya observamos, en aguas altamente transparentes, se efectúa una activa asimilación a profundidades mayores, debido a la mayor penetración de luz de suficiente intensidad para que la fotosíntesis se realice en exceso suficiente para compensar las necesidades respiratorias. En general, a estas profundidades existen suficientes o amplias cantidades de elementos nutritivos debido a la proximidad con el fondo en donde se liberan y acumulan.

La estratificación horizontal no depende tan estrechamente de la temperatura y es menos importante en los lagos de tamaño y profundidad moderados. En las masas de agua de poca profundidad y en las de forma irregular, pueden quedar marcadas ciertas diferencias en la distribución horizontal. Cerca del borde se encuentran más especies de algas en la zona de aguas someras que circunda las plantas acuáticas enraizadas. El factor limitante puede ser la disponibilidad de sales nutritivas. Sin embargo, en esta zona protegida,

pequeñas diferencias en el contenido de oxígeno, en la luz, temperatura y movimientos localizados del agua crean condiciones microclimáticas que pueden influir también sobre el crecimiento general.

La acción del movimiento del agua tiene poca influencia en las masas de aguas quietas. Pero en las aguas circulantes, la vegetación del fondo y de las riberas está recibiendo continuamente nueva agua, si bien el plancton dulceacuicola está siendo arrastrado por la corriente, en último término hasta el mar y su probable muerte. En ríos y arroyos de corrientes lentas, las condiciones son parecidas a las de las aguas estacionarias y, así, en ellas pueden encontrarse los mismos tipos de algas. Las aguas circulantes son turbulentas y poseen remansos y corrientes en ángulo recto con la dirección de la circulación. En el fondo puede haber una capa de agua casi inmóvil de varios milímetros de espesor. El grosor de esta capa depende de la intensidad de la corriente (cuanto más rápida es ésta, más delgada es la capa) y de la densidad del agua (cuanto más cálida y menos densa es el agua, más delgada es la capa). El efecto del agua cayendo en cascada ha resultado ser importante para el intercambio de gases por parte de las algas. Debido a la mayor turbulencia y al mayor contacto consiguiente entre el aire y el agua, una mayor cantidad de gas puede pasar a forma disuelta. Sin embargo, al incrementarse la turbulencia, la intensidad de la luz que llega a las algas en el seno de una corriente se ve reducida. En las aguas de una corriente rápida las sustancias nutritivas son arrastradas rápidamente, lo cual limita hasta cierto punto el desarrollo de las algas. En las aguas de movimiento lento, las sustancias nutritivas tienden a sedimentarse, manteniéndose al alcance de ricas poblaciones de algas. En la parte de las rocas al abrigo de la corriente existen zonas menos turbulentas que poseen poblaciones de algas distintas debido a la misma causa.

Los cambios estacionales de la flora de las algas dulceacuicolas siguen generalmente el mismo plan de uno a otro año. Esta periodicidad es mejor conocida en el caso de las aguas estancadas. Determinadas especies, que se encuentran a lo largo de todo el año, pueden constituir hasta un 40 % de la población total. En el caso de las especies que no están siempre presentes, es un requisito indispensable que sean capaces de formar fases de resistencia, del tipo de las auxósporas, zigotos perdurantes, acinetos o hipnósporas. La mayor parte de estas especies presentan un

máximo de abundancia que corresponde, cada año, a la misma época. Las formas planctónicas presentan normalmente dos máximos anuales (en primavera y otoño) y dos mínimos (en invierno y a mediados de verano). La flora de primavera y de otoño puede ser marcadamente distinta, puesto que la temperatura del agua cambia normalmente con mayor lentitud que la intensidad de la luz. La aportación de sustancias nutritivas es un factor especialmente importante por sus efectos sobre la abundancia estacional. A principios de la primavera, inmediatamente después de la mezcla anual profunda del agua, las sales nutritivas procedentes del fondo se reparten uniformemente y quedan al alcance de las algas de las capas superiores. A medida que se establece la estratificación correspondiente al verano y que la mezcla de las aguas se va reduciendo, las sales nutritivas pueden ir escaseando y haciéndose limitantes. A finales del verano se produce una nueva mezcla y las sales nutritivas vuelven a quedar disponibles.

La distribución general de las algas de agua dulce está también relacionada con la concentración de iones hidrógeno, o pH, del agua. Los hábitats ácidos (pH 4.0-6.5) son más ricos en número de especies distintas, aunque en ellos cada especie está representada por un número bajo de individuos. En cambio, las aguas básicas (pH 7.5-9.0) pueden poseer una abundancia mucho mayor de algas pertenecientes a unas pocas especies. Las aguas ricas en materia orgánica tienden a encerrar poblaciones de algas mayores (tanto en número como en especies) que las aguas con sustancias nutritivas principalmente inorgánicas.

Algunas diatomeas presentan estrechos límites de tolerancia frente a la temperatura y a la salinidad. Su distribución y exigencias fisiológicas están así íntimamente relacionadas con las características físico-químicas del agua. Por ello, son de gran utilidad como indicadores de dichas condiciones. En el mar, nos brindan un método para seguir el trayecto de las corrientes oceánicas. En los hábitats dulceacuicolas, la composición de las comunidades de diatomeas se emplea como indicador de las diversas características ecológicas. En particular, los ríos libres de polución poseen muchas especies, cada una de ellas representada por poblaciones relativamente reducidas. En las aguas polucionadas, el número de especies es pequeño debido al gran número de factores ecológicos limitantes impuesto por la sustancia polucionante.

Puesto que las células vegetativas de las diatomeas planctónicas no son flageladas, como

en los dinoflagelados, tienen una gran tendencia a sedimentarse desde las regiones superiores iluminadas próximas a la superficie. Sin embargo, la presencia de gotas de lípidos y la existencia de complicados apéndices celulares ayuda a la flotación de estas células. La presencia de sedas con prolongaciones espiniformes, como en el caso de *Chaetoceros* (fig. 10-7 E), aumenta enormemente la superficie de sustentación de la célula y tiende a retener pequeñas burbujas del oxígeno liberado durante la fotosíntesis. De este modo, al aumentar la superficie e incrementarse con ello el rozamiento con el agua, se tiende a disminuir la velocidad de sedimentación. La estructura filamentososa, en forma de colonias en cadena, que presentan muchas especies marinas, sirve para el mismo objetivo. El mecanismo de flotación debido a las burbujas retenidas evita también que las algas se sedimenten y tiende a devolver a la célula de una posición vertical a una posición horizontal. La presencia de reservas alimenticias lipídicas en el interior del citoplasma es eficaz para mantener la flotabilidad de la célula, puesto que las gotitas de grasa son más ligeras que el agua. Mientras se conserven las condiciones óptimas para la fotosíntesis y las reservas de grasa no se agoten, la célula de la diatomea se mantendrá en buenas condiciones de vida.

IMPORTANCIA Y USOS

Las diatomeas son productos primarios, y tienen una importancia directa o indirecta para otros organismos tanto en las aguas dulces como en las marinas. Como se dijo previamente, algunas especies de diatomeas son indicadoras de aguas polucionadas o de condiciones peculiares del agua, por ejemplo de la concentración elevada en iones hidrógeno. Sin embargo, el hombre hace un uso más directo de las diatomeas depositadas en forma fósil. En épocas geológicas pasadas, la producción de diatomeas fue tanto o más importante que en la actualidad. En condiciones naturales, al morir las diatomeas, gran parte de los frústulos silicificados vacíos se acumulan en grandes cantidades originando una lluvia de diatomeas que se deposita en el fondo del mar y, hasta cierto punto, también sobre el de los lagos. Estos vastos depósitos de tierra de diatomeas, que han sido elevados por encima del nivel del mar por obra de la actividad geológica, son explotados actualmente en diversos puntos. En Lompoc, California, la extracción a cielo abierto de estos

depósitos llega a producir más de 6 000 000 de frústulos por mililitro. En Lompoc, esta acumulación superficial de diatomeas fósiles, que está casi totalmente integrada por especies marinas litorales, tiene una potencia de más de 200 m. Los depósitos formados en las aguas dulces alcanzan raramente más de un metro de espesor. En otras regiones, existen extensos depósitos marinos subterráneos que varían desde 10 m hasta depósitos excepcionales de 1000 m de potencia en los campos petrolíferos de Santa María, en California.

La tierra de diatomeas es un material blando que se disgrega con facilidad, muy empleado para diversos tipos de filtración, especialmente en la industria de refinado de azúcar; como abrasivo fino en el pulido de la planta y como constituyente de la pasta dentífrica; como protección aislante frente a las temperaturas elevadas de los altos hornos y calderas, y en pinturas para aumentar la visibilidad de las líneas e instrucciones de tráfico pintadas sobre el pavimento. Los depósitos de tierra de diatomeas tienen también valor como indicación de los estratos que pueden contener petróleo o gas natural.

FILOGENIA

Las bacilarioficeas constituyen un grupo de plantas muy antiguo que ha tenido éxito en la evolución. Es fácil comprobar cómo dos líneas de evolución, claramente delimitadas, que se obser-

van en este grupo, están íntimamente relacionadas y tanto las centrales como las pennales derivan de un grupo ancestral común. Sin embargo, las diatomeas han evolucionado muy poco en el transcurso de los últimos millones de años. Estudiando los depósitos de tierra de diatomeas podemos ver cómo estas algas han existido ya, por lo menos desde el período jurásico y posiblemente desde tiempo tan antiguo como la era paleozoica. Según parece se hicieron abundantes a finales del Cretácico. Muchas de las especies han sufrido muy pocos cambios desde entonces, puesto que se conocen un gran número de ejemplares procedentes de finales del Cretácico que no es posible diferenciar de las especies actuales.

El hecho de que en las especies de diatomeas hayan habido tan pocos cambios en un período de tiempo tan prolongado puede significar que están bien adaptadas al medio en que viven. Se sabe que en algunas diatomeas, existe reproducción sexual, pero se realiza con poca flexibilidad genética. Puesto que la fase vegetativa es diploide, la meiosis permite una segregación durante la gametogénesis; pero los gametos procedentes de una misma célula (centrales) o de dos células hermanas (pennales) normalmente fusionan entre sí para producir el cigoto. Así no se produce recombinación ni tampoco ninguna segregación subsiguiente de nuevo material genético. La producción de auxosporas puede considerarse como un tipo de reproducción en el cual se mantiene en alto grado la constancia de las especies.

BIBLIOGRAFIA DE LAS BACILARIOFICEAS

- Cupp, E. E., "Marine Plankton Diatoms of the West Coast of North America". *Bull. Scripps Inst. Oceanog. Univ. Calif.*, 5(1): 1-238 (1943).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 564-651.
- , "Chrysophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 92-101.
- Helmcke, J., y Krieger, W., *Diatomeenschalen im Elektronenmikroskopischen Bild*. Pts. I-IV. Weinheim, Alemania: J. Cramer (1962).
- Huber-Pestalozzi, G. y Hustedt, F., *Diatomeen*. En Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 2(2). En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1942).
- Hustedt, F., *Die Kieselalgen*. En Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*, 2.^a ed. Vol. 7. Jena: G. Fischer (1930).
- Lewin, J. C., y Guillard, R. L., "Diatoms". *Ann. Rev. Microbiol.*, 17: 373-414 (1963).
- Macan, T. T., *Freshwater Ecology*. Londres: Longmans, Green & Co. Ltd. (1963).
- Patrick, R. L., *Sexual Reproduction in Diatoms*. En *Sex in Microorganisms*. Washington, D. C.: American Association for the Advancement of Science (1954). Págs. 82-99.
- Ruttner, F., *Fundamentals of Limnology*, 3.^a ed. (Trad. por Frey, D. G. y Fry, F. E. J.). Toronto: University of Toronto Press (1963).
- Schönfeldt, H., *Bacillariales (Diatomeae)*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 10. Jena: G. Fischer (1913).
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 193-212.

BIBLIOGRAFIA DE LAS CRISOFICEAS

- Boutrelly, P., "Recherches sur les Chrysophycées, Morphologie, Phylogénie, Systématique". *Rev. Algol. Mem. Hors-Série*, Núm. 1 (1957).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 507-563.
- , "Chrysophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 86-92.
- Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 2(1). En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1941). Págs. 4-303.
- Pascher, A., *Chrysomonadinae*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 2: *Flagellatae* 2. Jena: G. Fischer (1913). Págs. 5-95.
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 184-193.

DIVISIÓN FEÓFITOS

La división de los feófitos (*algas pardas*) es un grupo de algas amplio e importante que comprende unos 240 géneros y más de 1500 especies. Los representantes de este grupo viven exclusivamente en el mar, con la excepción de unos pocos que se encuentran en el agua dulce. Los feófitos pueden distribuirse en tres clases separadas o en una sola clase. La separación en tres clases se basa sobre lo que sabemos acerca de su ciclo vital; sin embargo, muchos géneros no son enteramente conocidos. En este texto distinguiremos una sola clase, la de las feofíceas, que contiene 11 órdenes.

ESTRUCTURA CELULAR

En general, la pared celular está constituida por una capa interior resistente y celulósica y otra capa externa mucilaginosa, péctica o de una sustancia semejante. En la pared celular de muchas de las algas pardas y en cantidades variables se encuentran diversas sustancias coloidales complejas denominadas ficocoloides. Estas sustancias, entre las cuales se encuentra la *algina* y la *fucoidina*, se encuentran en algunos de los géneros mayores de laminarias (laminariales) en cantidad suficiente como para tener importancia comercial. En las formas más complejas, los ficocoloides pueden acumularse también en los espacios intercelulares. En el género *Padina*, la pared celular está calcificada (fig. 11-1).

Los pigmentos se encuentran en el citoplasma, en un cloroplasto (fig. 11-3 A, D) o en más de uno (fig. 11-3 B, C), en general periférico, de tamaño y forma más o menos variable. Cuando la

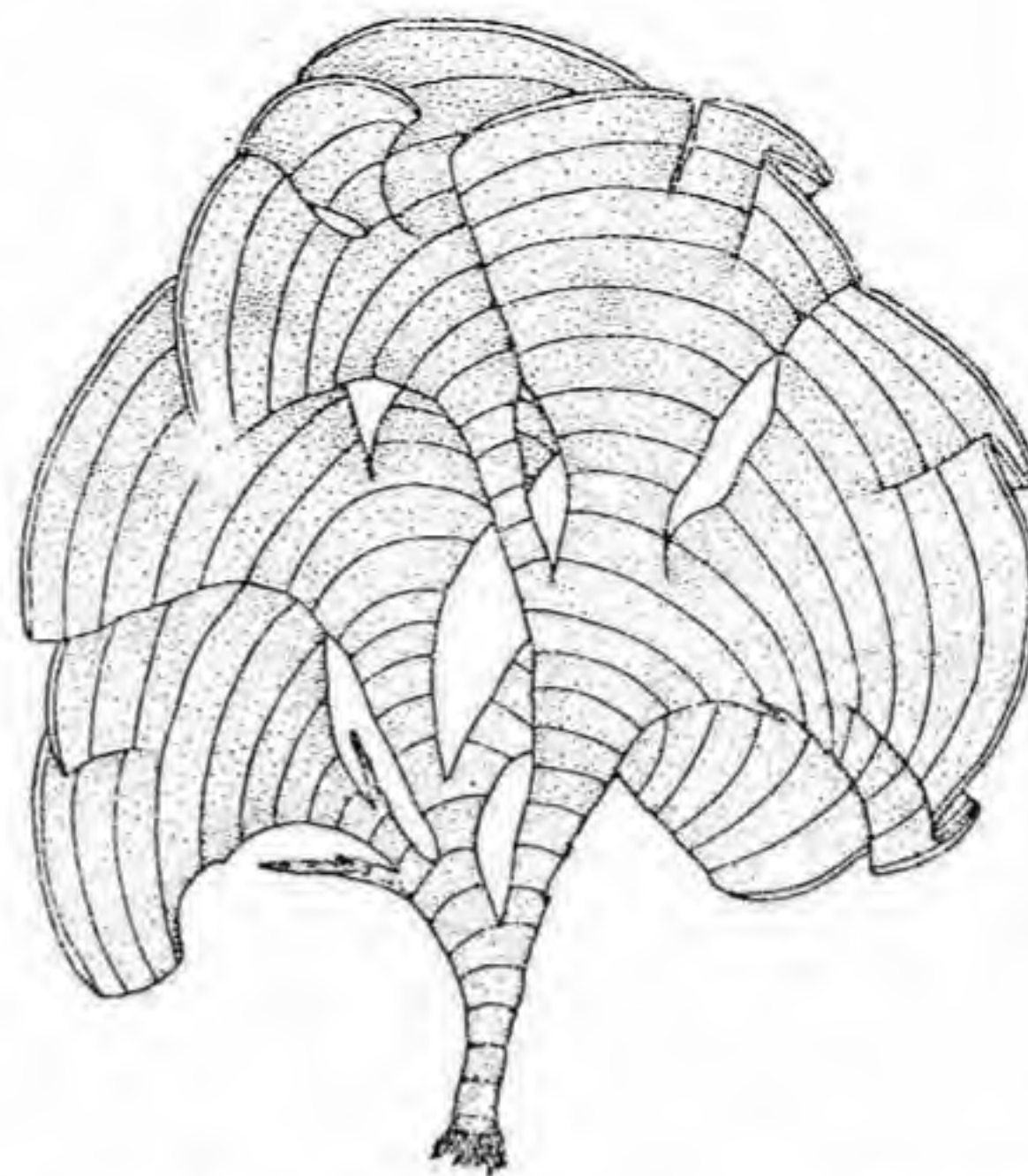


FIGURA 11-1 *Padina*, un representante tropical de las dictiotales, con paredes celulares calcificadas, x 0,5.

célula los contiene en número elevado pueden ser pequeños y discoidales (fig. 11-3 B, C); pero pueden ser alargados, aplanados e irregulares, y de forma laminar o reticulada (fig. 11-3 A). En algunas especies se han encontrado pirenoides. Las micrografías electrónicas (fig. 11-4 D) muestran que los cloroplastos son muy similares a los de las dinofíceas y a los de los crisófitos (fig. 10-2 D). En las algas pardas es frecuente que cada grupo de tres pares de láminas esté separado de los demás grupos.

El característico color pardusco de estas algas se debe a la presencia de un pigmento xantofílico accesorio, la *fucoxantina*. Otros pigmentos carotenoides accesorios que se encuentran en ellas son el β -caroteno y, generalmente, otras xantofilas, entre las cuales podemos citar la violaxantina, neoxantina y probablemente también la flavoxantina. Los pigmentos verdes, que se encuentran enmascarados por el color pardo de la *fucoxantina*, son clorofilas *a* y *c*. Según las especies y las condiciones en las cuales viven, la coloración de las algas pardas varía desde el pardooliváceo pasando por un bello pardodorado hasta un color prácticamente negro. Esta variación depende de la proporción relativa entre las clorofilas y los demás pigmentos, en particular la *fucoxantina*.

En la célula puede encontrarse un vacúolo central (fig. 11-3 A), o pueden haber varios

pequeños vacúolos (fig. 11-3 B). Las reservas alimenticias se encuentran almacenadas en forma disuelta, básicamente en forma de laminarina, un polisacárido, que presenta glucósidos unidos entre sí mediante enlaces β , 1-3, 1-6. Una parte integrante de la laminarina es un polialcohol dulce, el *manitol*, que se oxida para producir una hexosa, la *manosa*. Existen también numerosas vesículas refringentes, normalmente agrupadas en las proximidades del núcleo, que contienen una sustancia del tipo del tanino que se considera un producto de desecho del metabolismo. Esta sustancia se denomina tanino de feófitos (se le considera como una fucosana, pero no es un polisacárido). Se ha citado también la presencia de grasas y de pequeñas cantidades de otros glúcidos.

Las células son, en general, uninucleadas; sin embargo, en ciertas partes del talo (como en ciertas células del disco adhesivo de algunas laminarias) pueden ser multinucleadas. El núcleo, provisto de una membrana bien definida, contiene uno o más nucléolos. La mitosis y la meiosis son parecidas a las de las plantas superiores, aunque, en general, los cromosomas son pequeños y morfológicamente parecidos entre sí.

La mayoría de las algas pardas son autotróficas. Unas pocas especies viven como epífitos o como endófitos. Estas últimas, en especial, pueden ser en parte o totalmente parásitas. Es notable la carencia de datos referentes a las necesidades nutricionales de las algas pardas.

MOVIMIENTO

Ninguna de las algas pardas es móvil, aunque sí producen células móviles (zoósporas y gametos). Estas células móviles poseen casi siempre dos flagelos insertos lateralmente y, una cierta forma de habichuela o de pera. Los flagelos son desiguales en longitud, el más largo suele estar dirigido hacia delante y el más corto hacia atrás (fig. 11-2 A, B, D). Sin embargo, hay unas pocas excepciones. En las fucales, el flagelo más largo es el posterior y el más corto se dirige hacia delante; la célula flagelada (espermatozoide) tiene también una forma más o menos acampanada (véanse figs. 11-2 E, 4 C). En las dictiotales (figs. 11-2 C, 4 E), uno de los dos flagelos (el posterior) falta o es rudimentario. En las algas pardas estudiadas con ayuda del microscopio electrónico se observa que el flagelo anterior es barbulado (fig. 11-4 A, B, E), con dos filas de mastigonemas y el flagelo posterior es liso (fig. 11-2 A, B, D, E).

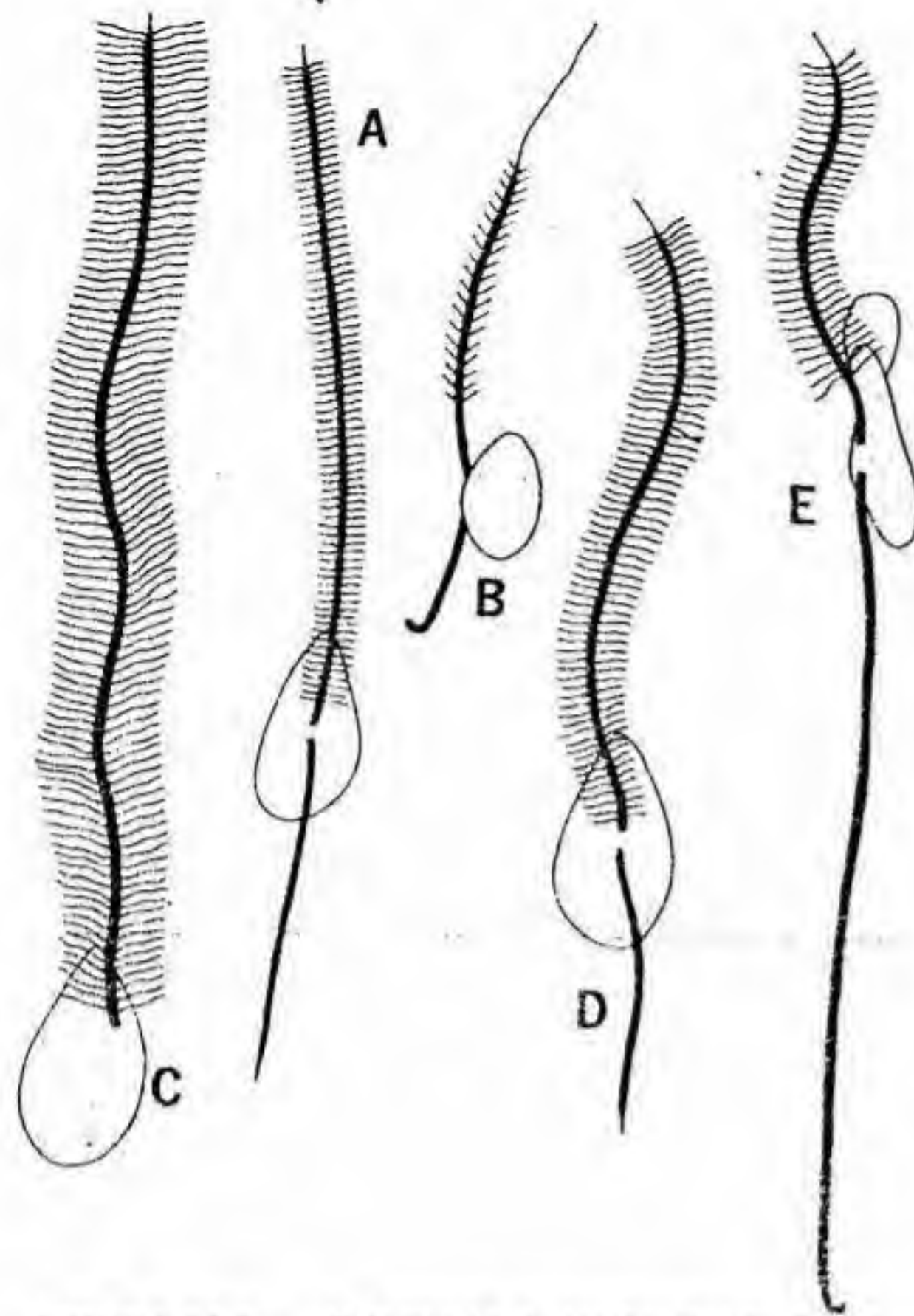


FIGURA 11-2 Disposición de los flagelos de distintos feófitos (el extremo anterior dirigido hacia arriba en todos los esquemas). A, B, D, zoósporas: A, *Pylaiella*; B, *Choristaria*; D, *Laminaria*; C, E, espermatozoides: C, *Dictyota*; E, *Fucus*.

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Los 11 órdenes de los feófitos pueden disponerse según un cierto número de líneas de evolución basadas en el ciclo vital y la alternancia de generaciones, en la constitución del aparato vegetativo (fig. 11-5, 6) y en características reproductoras. Puesto que no existen especies de algas pardas unicelulares, ni móviles ni no móviles, ni especies coloniales, el tipo de organización más sencillo corresponde al filamentosos uniseriado, no ramificado o poco ramificado. En los representantes más especializados se encuentran tejidos bien desarrollados, y puede darse una diferenciación considerable en las células del talo y en el tipo de crecimiento, de una fase a otra del ciclo vital. Ningún otro tipo de algas ha alcanzado la diversidad de formas, la complejidad de construcción del aparato vegetativo, ni el tamaño de los

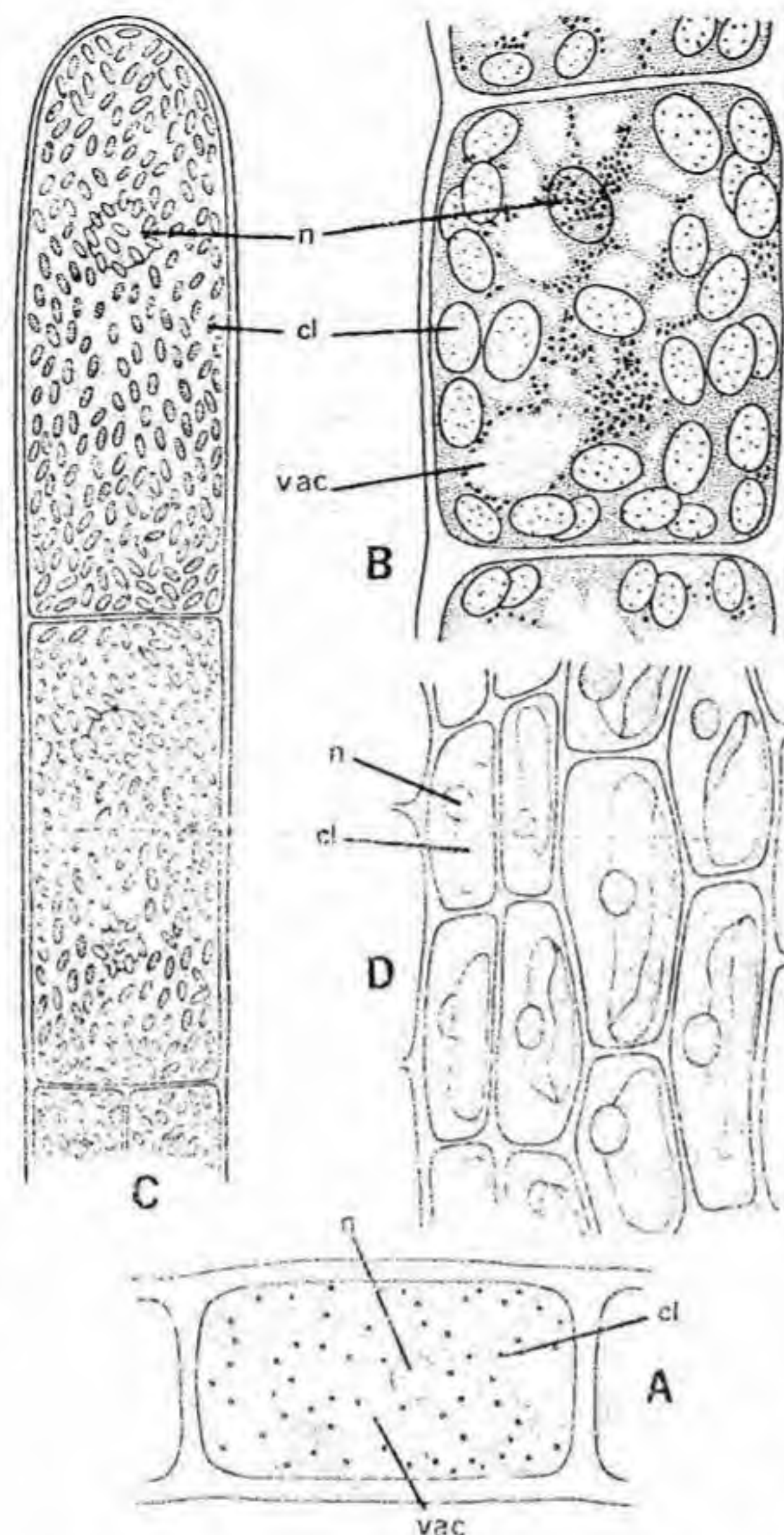


FIGURA 11-3 Tipos de cloroplastos en los feófitos: A, reticulado (*Ectocarpus*), x 1500; B, C, discoidal (B, *Pylaiella*, x 690; C, *Sphacelaria*, x 320); D, laminado (*Scytosiphon*), x 300. n, núcleo; cl, cloroplasto; vac, vacuola.

feófitos. Varían desde las formas microscópicas filamentosas (menos de 1 mm) hasta enormes plantas de 50 a 70 o más metros de longitud. Esta diversidad se debe principalmente a la variedad de tipos de crecimiento de las algas pardas (fig. 11-5, 6).

En las ectocarpales, el tipo de crecimiento más sencillo se obtiene gracias a la división intercalar de las células situadas en un solo plano y, solamente en algunos casos, en un segundo plano, lo cual produce un filamento uniseriado, no ramificado o raramente ramificado (fig. 11-7 G, H

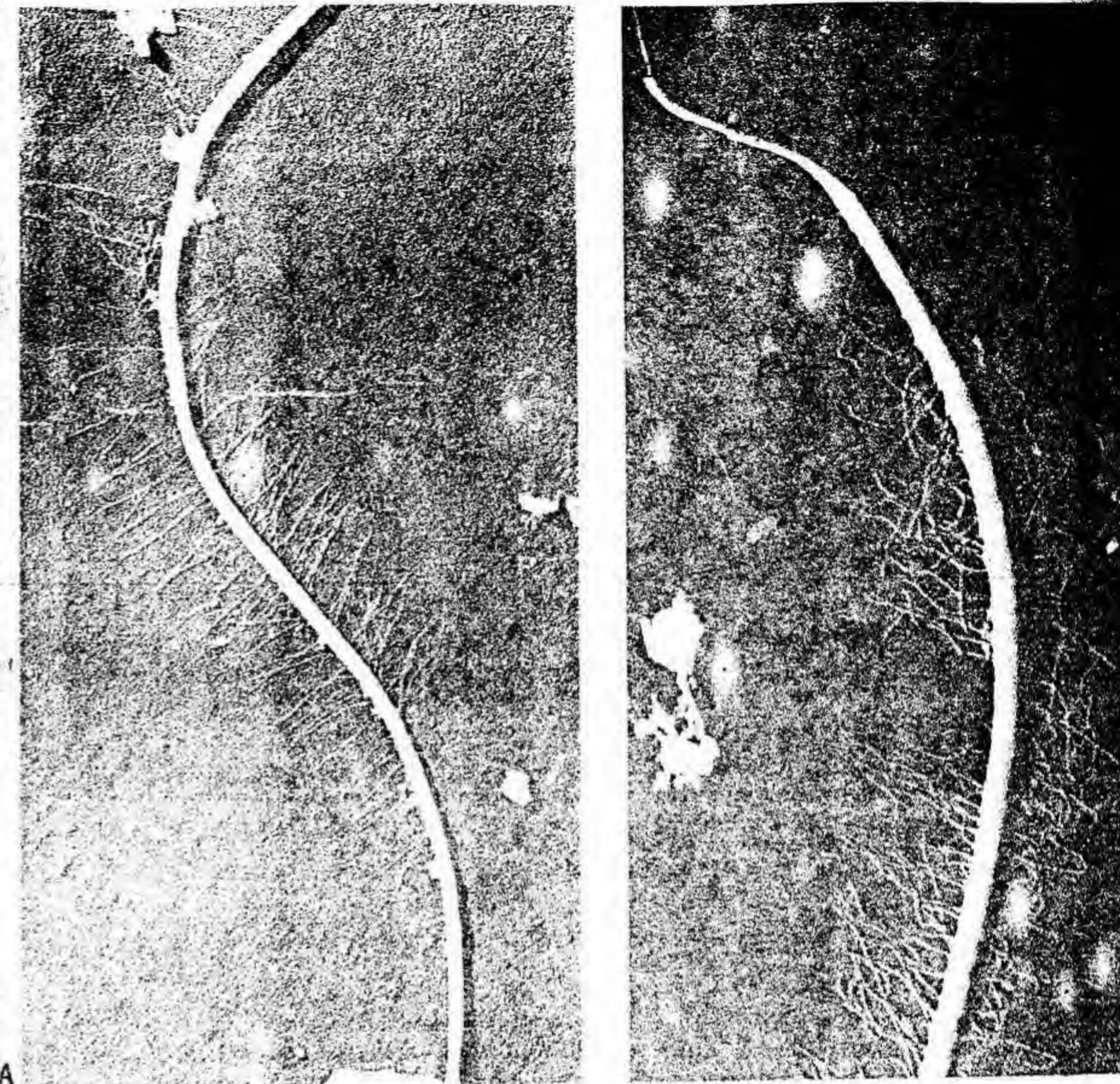




FIGURA 11-4 A-D En la pág. 197 (A-C): Micrografías electrónicas de flagelos y de un cloroplasto, en diversos feófitos: A (arriba izquierda) parte anterior del flagelo barbulado de una zoóspora de *Chordaria*, x 20 000; B (arriba derecha) espermatozoide de *Fucus*, con la porción distal del flagelo barbulado, x 28 000; C (abajo derecha), espermatozoide del mismo *Fucus* mostrando el cuerpo celular, la proboscis y la parte proximal del flagelo liso posterior y del flagelo barbulado anterior, x 26 000. D (arriba) parte próxima al pirenoide (*pi*) de un cloroplasto de *Pylaiella*, donde pueden verse las características láminas compuestas, cada una de ellas formadas por tres discos paralelos, y las densas gotitas lipídicas que se encuentran entre ellas (*n*, núcleo; *mn*, membrana nuclear; *re*, capa de retículo endoplasmático que rodea al cloroplasto; *me*, membrana; *ve*, porción de una vesícula de almacenaje, x 54 600. (A, fotografía cedida por J. B. Hansen, de Petersen, Carain y Hansen, con permiso de *Botanisk Tidsskrift*; B, fotografía cedida por I. Manton, de Manton y Clarke, con permiso de *Annals of Botany*; C, fotografía cedida por I. Manton, de Manton y Clarke, con permiso de *Annals of Botany* y *Journal of Experimental Botany*; D, fotografía cedida por L. V. Evans.)



FIGURA 11-4 E Micrografía electrónica de un espermatozoide de *Dictyota*, mostrando el flagelo barbulado x 7500. (E, de Manton, Clarke y Greenwood, con permiso del *Journal of Experimental Botany*.)

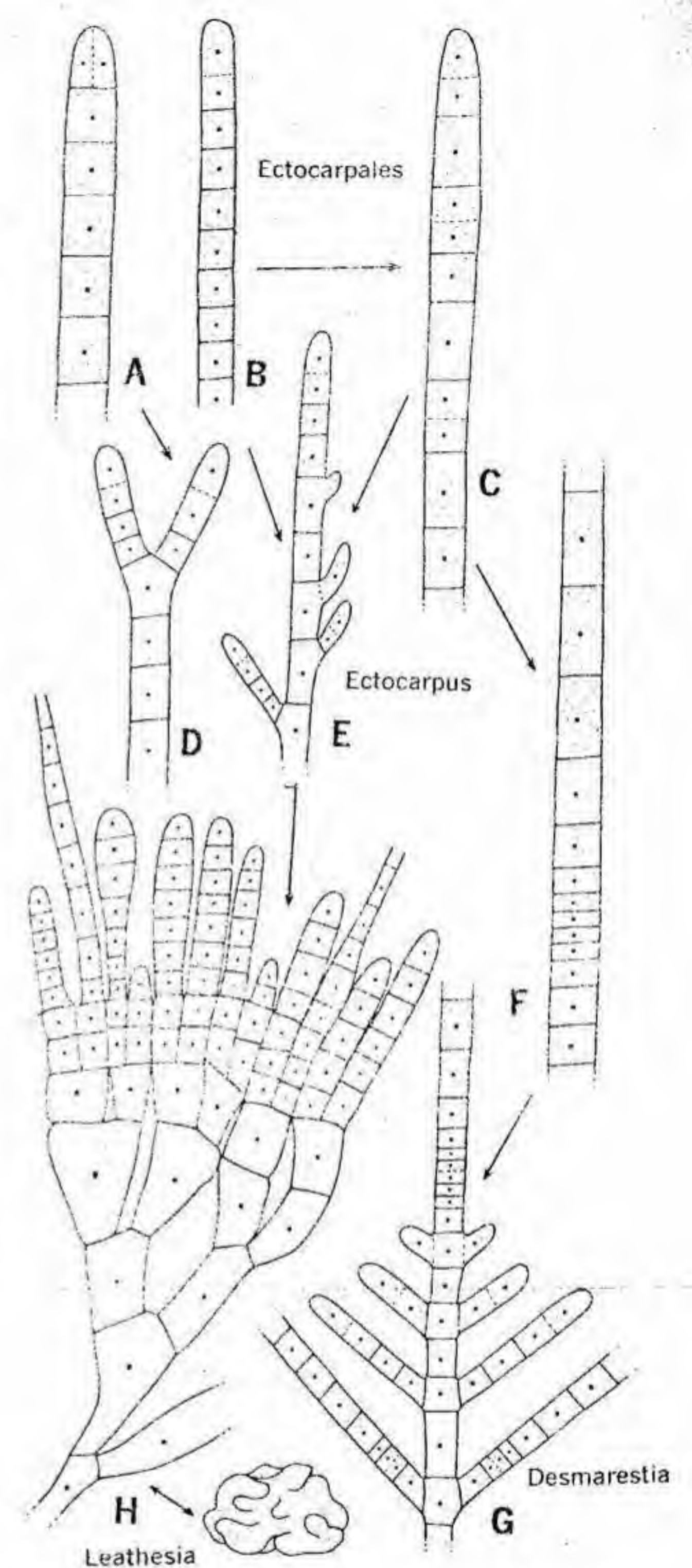


FIGURA 11-5 Tipos de crecimiento de feófitos filamentosos y pseudoparenquimáticos y sus posibles relaciones evolutivas. A-F, formas filamentosas no ramificadas y ramificadas: A, B, D, E, con crecimiento apical; C, con división celular intercalar acompañando al crecimiento apical; F, crecimiento tricotálico. G, H, formas pseudoparenquimáticas: G, con crecimiento tricotálico; H, con crecimiento apical.

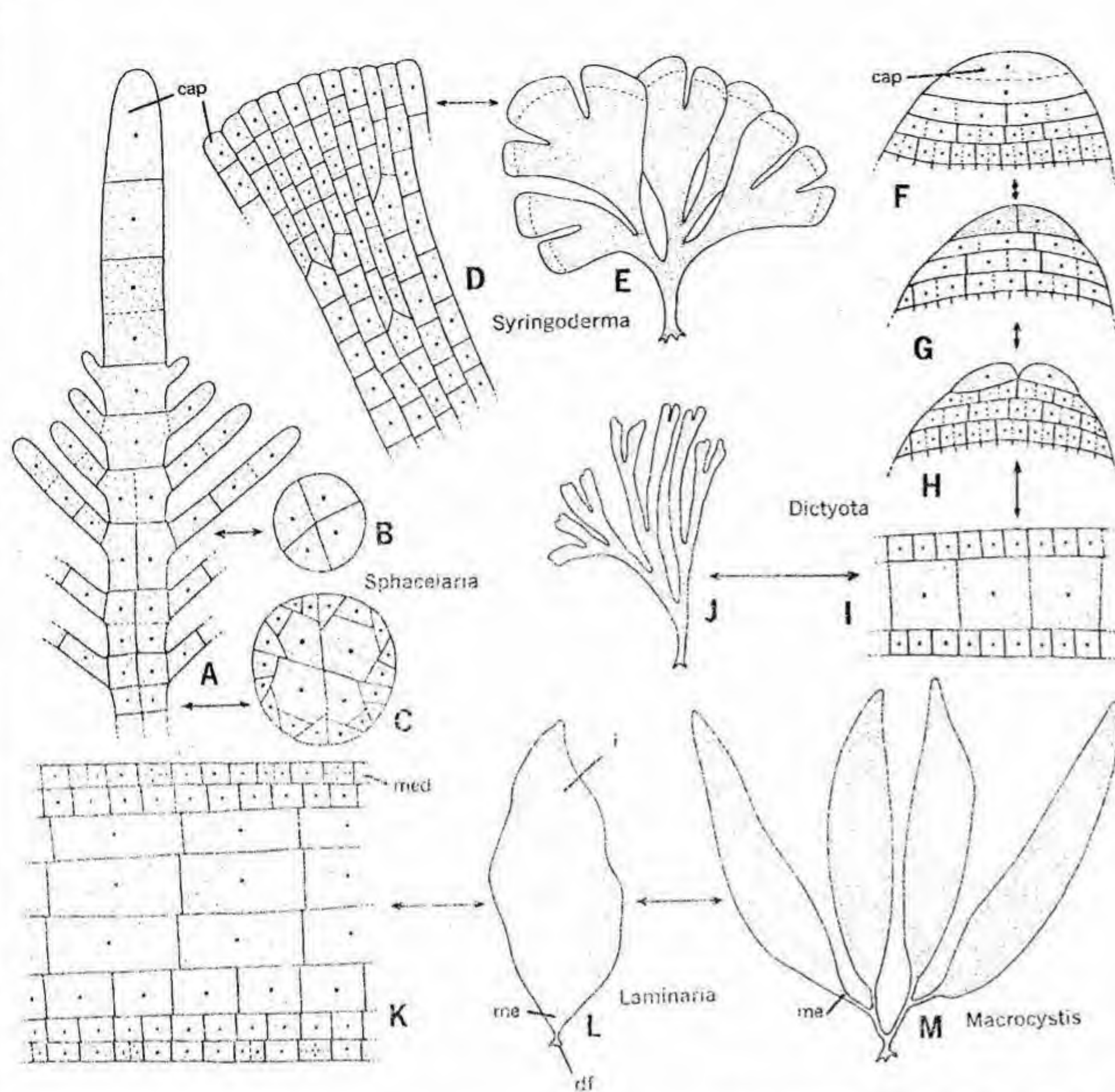


FIGURA 11-6 Tipos de crecimiento de los feófitos parenquimáticos. A-J, crecimiento apical seguido por divisiones celulares intercalares y parenquimáticas; B, C, cortes transversales del eje en los puntos señalados en A con flechas; A, F, con una sola célula apical en el extremo del eje; D, detalle de una parte de E en donde puede verse la zona marginal constituida por células apicales. K-M, con meristodermo y meristemo intercaler; K, detalle de un corte perpendicular a la lámina de L y de M. med, meristodermo; me, meristemo intercaler o zona de transición; cap, célula apical; df, disco de fijación; l, lámina.

Pylaeella). Algunas divisiones (con varios grados de frecuencia y de regularidad) según un segundo plano, pueden producir series libremente ramificadas de filamentos uniseriados, como en *Ectocarpus* (fig. 11-7 A-C). Los filamentos erectos no ramificados, partiendo de un sistema postrado y ramificado, son característicos de algunos géneros (fig. 11-7 K, *Myrionema*). Este tipo de crecimiento se denomina heterótrico, y también lo presen-

tan algunas algas rojas y algas verdes. En algunas ocasiones puede haber una agregación de filamentos, sólo ligeramente ramificados, que se adhieren entre sí lateralmente, formando una capa incrustante compacta (fig. 11-7 I, *Ralfsia*). En las cordariales puede formarse un talo pseudoparenquimático por agregación o entrecruzamiento de filamentos ramificados, que pueden quedar laxamente organizados (fig. 11-5 H, 8 C, D, *Leathe-*

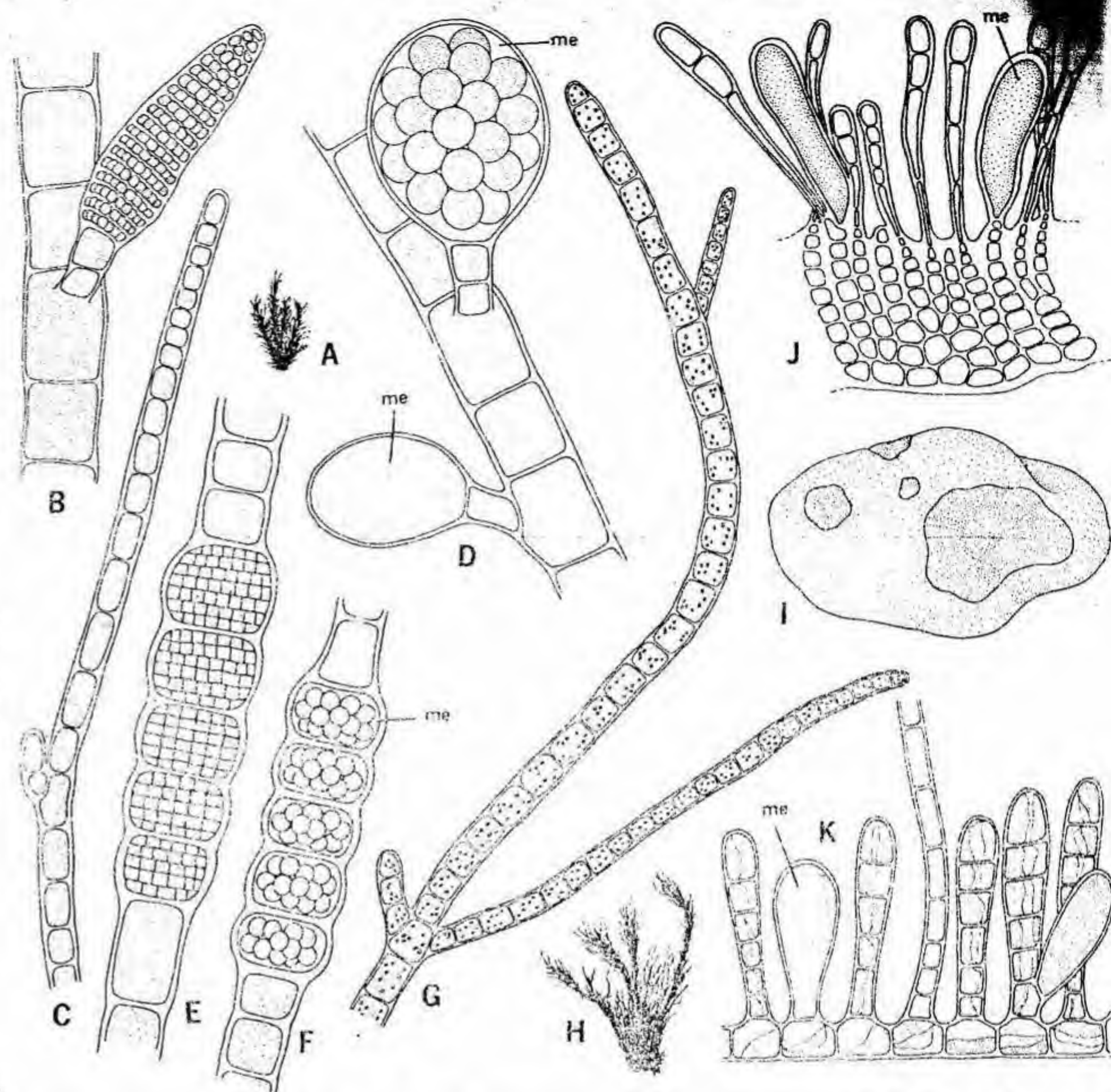


FIGURA 11-7 Formas filamentosas de feófitos, con sus estructuras reproductoras. A-D, *Ectocarpus*: A, aspecto macroscópico, X 0,5; B, porción del filamento que sostiene una estructura pluricelular, X 250; C, parte vegetativa del talo mostrando la iniciación de una rama, X 235; D, parte de un filamento con meiosporangios uniloculares, inmaduro (abajo) y maduro (arriba), X 250. E-H, *Pylaeella*: E, porción fértil de un filamento mostrando estructuras pluriloculares intercalares, X 110; F, porción fértil de un filamento mostrando meiosporangios uniloculares intercalares, X 110; G, porción vegetativa del talo, X 110; H, aspecto macroscópico, X 0,5. I, J, *Ralfsia*: I, aspecto macroscópico de varios talos incrustantes que crecen sobre una roca, X 0,5; J, corte transversal de una parte del talo incrustante, mostrando los filamentos erectos, dispuestos apretadamente y dos meiosporangios (me) uniloculares, X 225. K, *Myrionema*, mostrando un sistema basal postrado, filamentos celulares erectos, vegetativos, dos meiosporangios (me), X 800.

sia) o dispuestos en forma apretada y densa (fig. 11-8 A, B, *Heterochordaria*). En las esfacelariales las células de un eje primario uniseriado pueden dividirse más de una vez para producir un talo corticado, que recuerda un desarrollo de tipo paren-

quimático (figs. 11-6 A-C, 9 A-E, *Sphacelaria*). En las dictiosifonales se encuentra un crecimiento parenquimático difuso, resultado de divisiones realizadas solamente en las células superficiales. Las divisiones periclinales de estas células superficiales

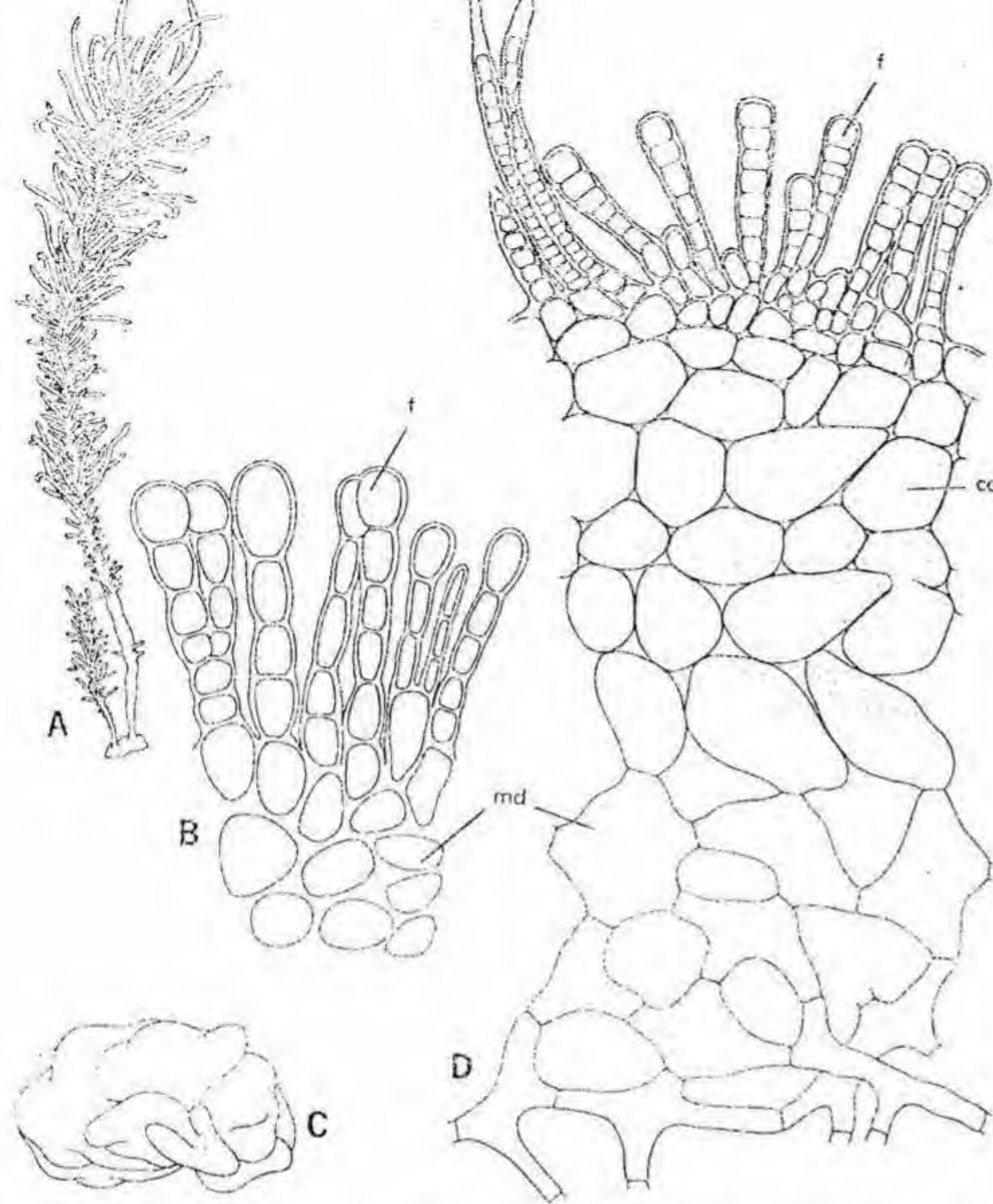


FIGURA 11-8 Formas pseudoparenquimáticas. A, B, *Heterochordaria*: A, aspecto macroscópico, X 0,5; B, corte transversal de la parte periférica del talo, mostrando la medula pseudoparenquimática y los filamentos superficiales libres, X 300. C, D, *Leathesia*: C, aspecto macroscópico, X 0,5; D, corte transversal de la parte periférica del talo, mostrando los filamentos laxos de la medula, la región cortical pseudoparenquimática y los filamentos superficiales libres, X 155. co, córtex; f, filamento; md, medula.

aumentan el espesor del talo, y algunas divisiones anticlinales ocasionales hacen que la superficie se vaya extendiendo de acuerdo con el crecimiento de las células de la periferia. El talo puede ser macizo o foliáceo (como en *Phaeostrophion*, fig. 11-10 E, F) o puede hacerse hueco (como en *Scytosiphon*, fig. 11-10 C, D). El tipo pseudoparenquimático, como *Leathesia* (fig. 11-8 C, D), puede hacerse también fistuloso al llegar a la madurez.

En general, el crecimiento es intercalar,

aunque en las dictiotales, esfacelariales y fucales existe un marcado desarrollo apical del talo. Puede haber una célula apical única (figs. 11-6 A-C, 9 C, *Sphacelaria*). En algunas de las fucales puede haber un grupo de células apicales en el ápice de las ramas, aunque la mayor parte de ellas, como en *Fucus*, poseen una célula apical única. Algunas de las dictiotales presentan una célula apical única (figs. 11-6 F, G, 11 B, *Dictyota*), pero en otras existe un margen constituido por células apicales (figs. 11-6 D, E, 10 A, B, *Syringoderma*).

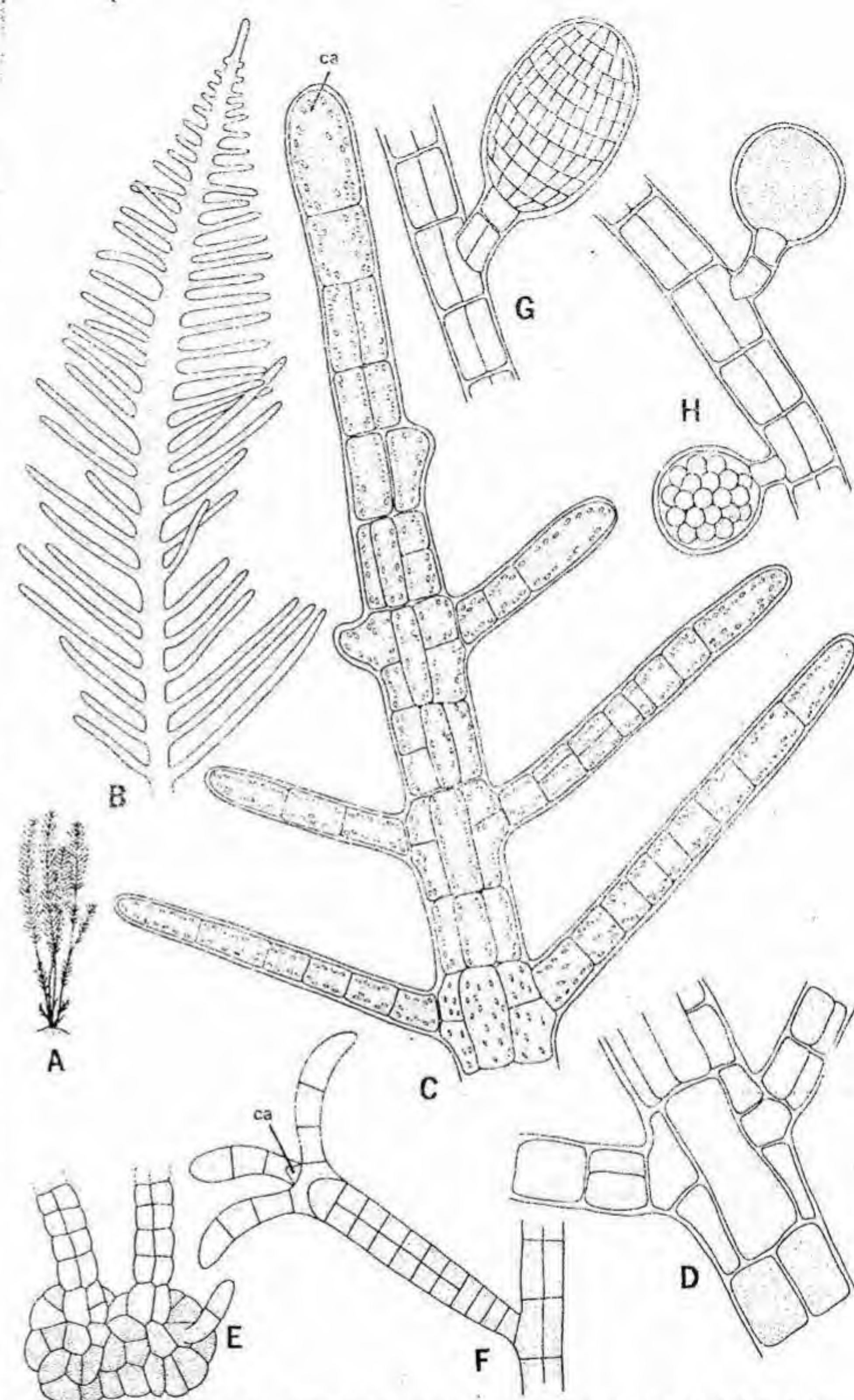


FIGURA 11-9 Una especie de tipo parenquimático con crecimiento apical. A-H, *Sphacelaria*: A, aspecto macroscópico, X 1; B, porción apical del talo, X 30; C, porción apical del talo, donde puede verse la célula apical (ca), las ramificaciones y el desarrollo parenquimático del eje principal, X 150; D, un segmento más maduro del eje mostrando las células en visión superficial, X 160; E, fijación basal de un talo joven, mostrando el sistema basal postrado y los ejes erectos, X 120; F, porción del eje mostrando un propágulo con una célula apical, X 120. G, H, filamentos provistos de estructuras reproductoras: G, estructura plurilocular, X 180; H, meiosporangios uniloculares, inmaduro (arriba) y maduro (abajo), X 180.

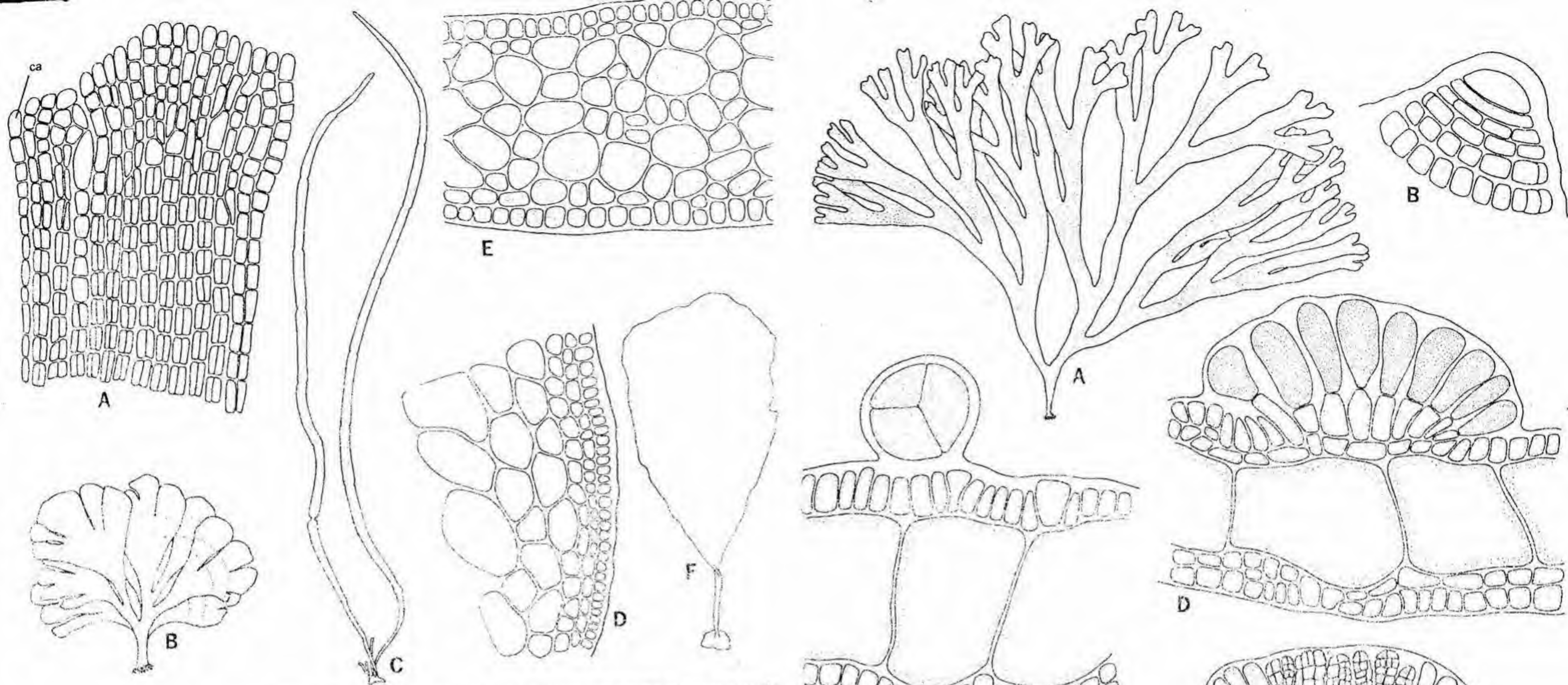


FIGURA 11-10 Formas parenquimáticas de feófitos. A, B, *Syringoderma*: A, porción externa del talo monostromático, con la línea periférica de células apicales (ca), x 125; B, aspecto macroscópico del talo flabelado, x 2,5. C, D, *Scytosiphon*: C, aspecto macroscópico del talo que es hueco, x 0,5; D, corte transversal de la parte periférica del talo, mostrando la organización parenquimática de las células, x 500. E, F, *Phaeostrophion*: E, corte transversal del talo, mostrando la organización parenquimática, x 300; F, aspecto macroscópico, x 1.

Los casos de mayor tamaño y mayor complejidad que encontramos entre las algas pardas son debidos a la actividad meristemática localizada en zonas determinadas. Algunos de estos meristemas tienen potencialidades parecidas a los de las plantas vasculares. Un tipo de meristemo, exclusivo de las algas pardas, es el que produce el crecimiento tricostálico, que es el resultado de la acción de un tipo especial de división intercalar en un filamento. Este tipo de crecimiento es característico de las desmarestiales. Las divisiones celulares están limitadas a una parte localizada, subapical del ápice del talo, situada en la base de un filamento enseriado en forma de pelo (véase

Desmarestia, fig. 11-13 E). A pesar de la relativa simplicidad de este tipo de crecimiento (fig. 11-13 A-E) se produce, como consecuencia, una compleja organización pseudoparenquimática (fig. 11-13 F) y se logra el desarrollo de una buena variedad de tipos morfológicos (fig. 11-12 A, B). El tipo de actividad meristemática más evolucionado se encuentra en las laminarias parenquimáticas o laminariales (figs. 11-6 K-M, 14 O, P). En ellas existe un meristemo primario denominado zona de transición, que no es otra cosa que un meristemo intercalar localizado entre la porción distal laminar y la región proximal delgada, parecida a un pecíolo de la planta. Además, en la

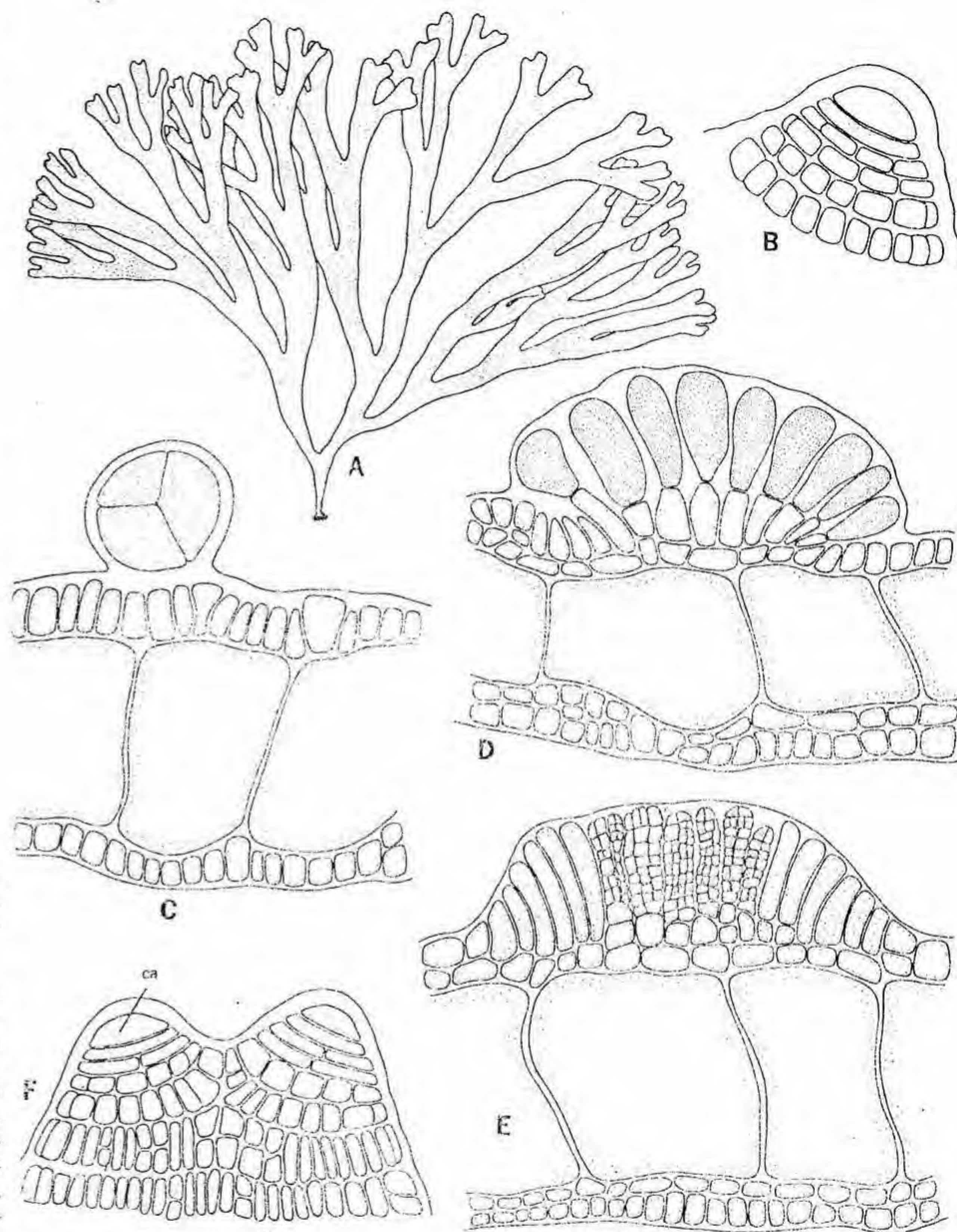


FIGURA 11-11 *Dictyota*, A, aspecto general, x 0,5. B, F, región apical de una ramificación (en la que puede verse, en (ca) la división dicotómica): B, x 300; F, x 215. C, corte transversal de una parte del talo, mostrando un meiosporangio maduro, x 150. D, corte transversal de una parte del talo, mostrando oogonios maduros sobre su superficie, x 140. E, corte transversal de una parte del talo, mostrando anteridios maduros sobre su superficie, x 145.

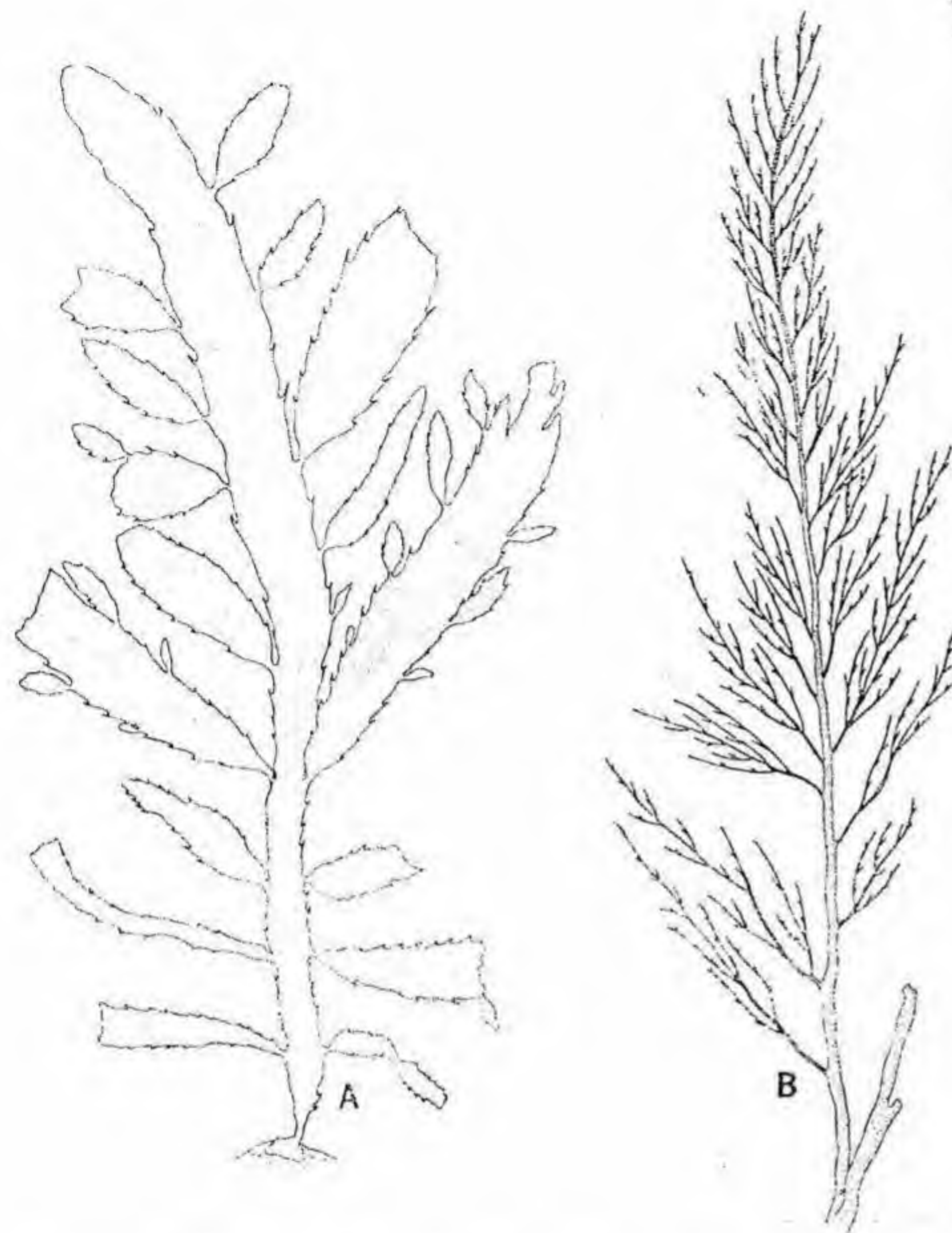


FIGURA 11-12 Diversidad en dos especies de *Desmarestia*: A, aspecto general de una especie laminar y laciniada, X 0,3; B, aspecto de una especie cilíndrica, X 0,3 (excepto por lo que se refiere a la simetría del talo, las características anatómicas son análogas en todas las especies, e idénticas a las que aparecen en la fig. 11-13).

región epidérmica, que se denomina meristodermo (figs. 11-6 K, 11-15 A, C), se realiza una actividad meristemática superficial. Puede encontrarse también, en algunas especies, una región meristemática interna en la parte cauloide del alga, región parecida al cámbium de las plantas vasculares.

La mayor parte de las algas pardas grandes poseen estos meristemas bien desarrollados,

gracias a los cuales alcanzan su tamaño. Sin embargo, las algas pardas pueden alcanzar dimensiones macroscópicas de otros dos modos: 1) las especies con regiones meristemáticas intercalares difusas forman un talo pluriestratificado o parenquimático, gracias a la división de sus células según los tres planos, como ocurre en *Phaestrophion* (fig. 11-10 E, F) y en *Scytosiphon* (fig. 11-10 C, D), y 2) las simples divisiones celulares

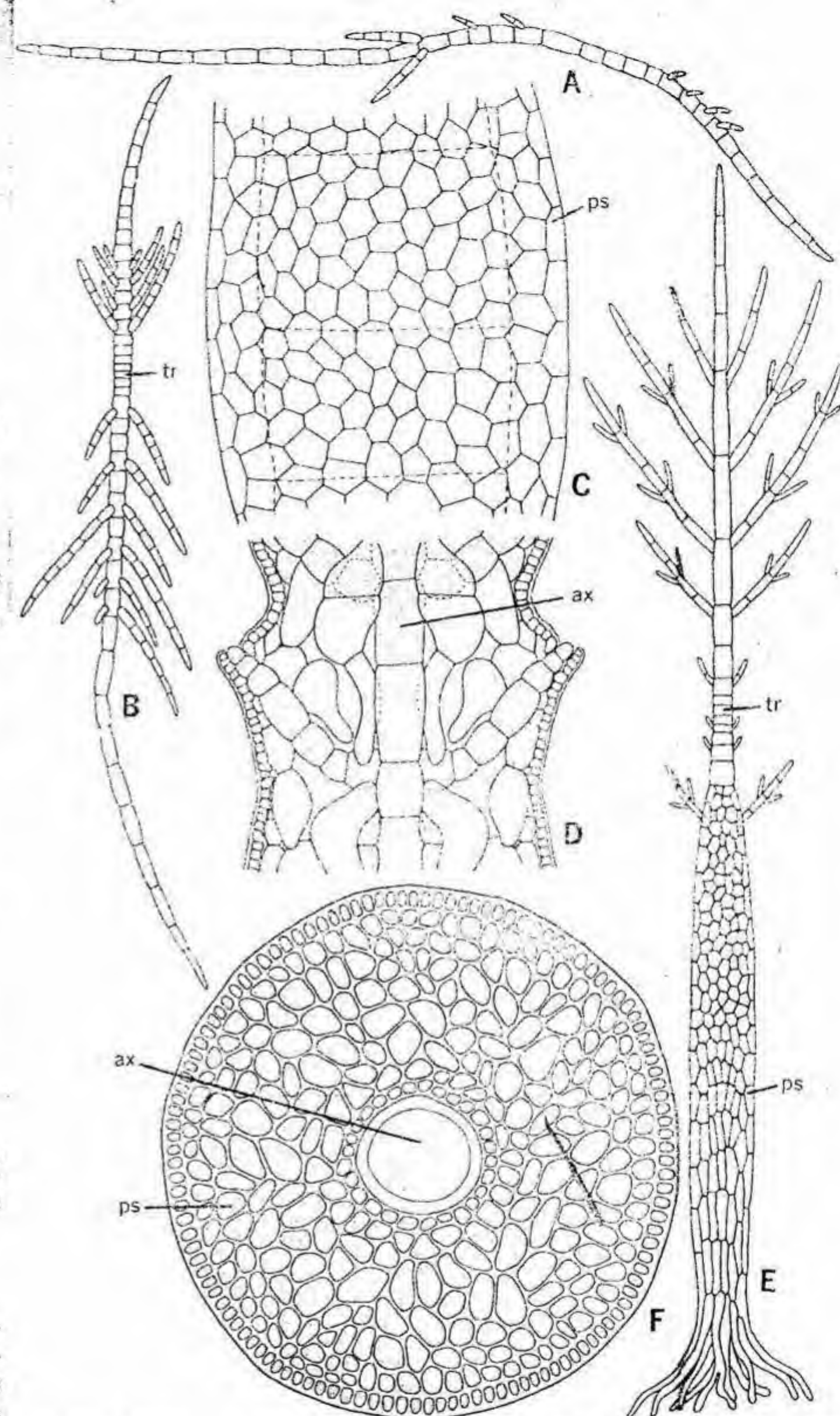


FIGURA 11-13 Una especie cilíndrica de *Desmarestia*. A, B, E, esporófitos jóvenes: A, fase filamentososa inicial, X 150; B, fase filamentososa, mostrando el inicio del crecimiento tricotático (tr), X 150; E, una fase más madura, mostrando la localización del crecimiento tricotático y el aspecto pseudoparenquimático (ps) de los filamentos corticales, X 110. C, aspecto superficial aumentado de la parte basal de E, mostrando las células pseudoparenquimáticas que rodean el eje central (líneas de trazos), X 200. D, corte muy aumentado de la parte más madura del talo, mostrando una fila de células axiales (ax), X 250. F, corte transversal de una parte madura de la planta, mostrando la organización parenquimática, X 150.

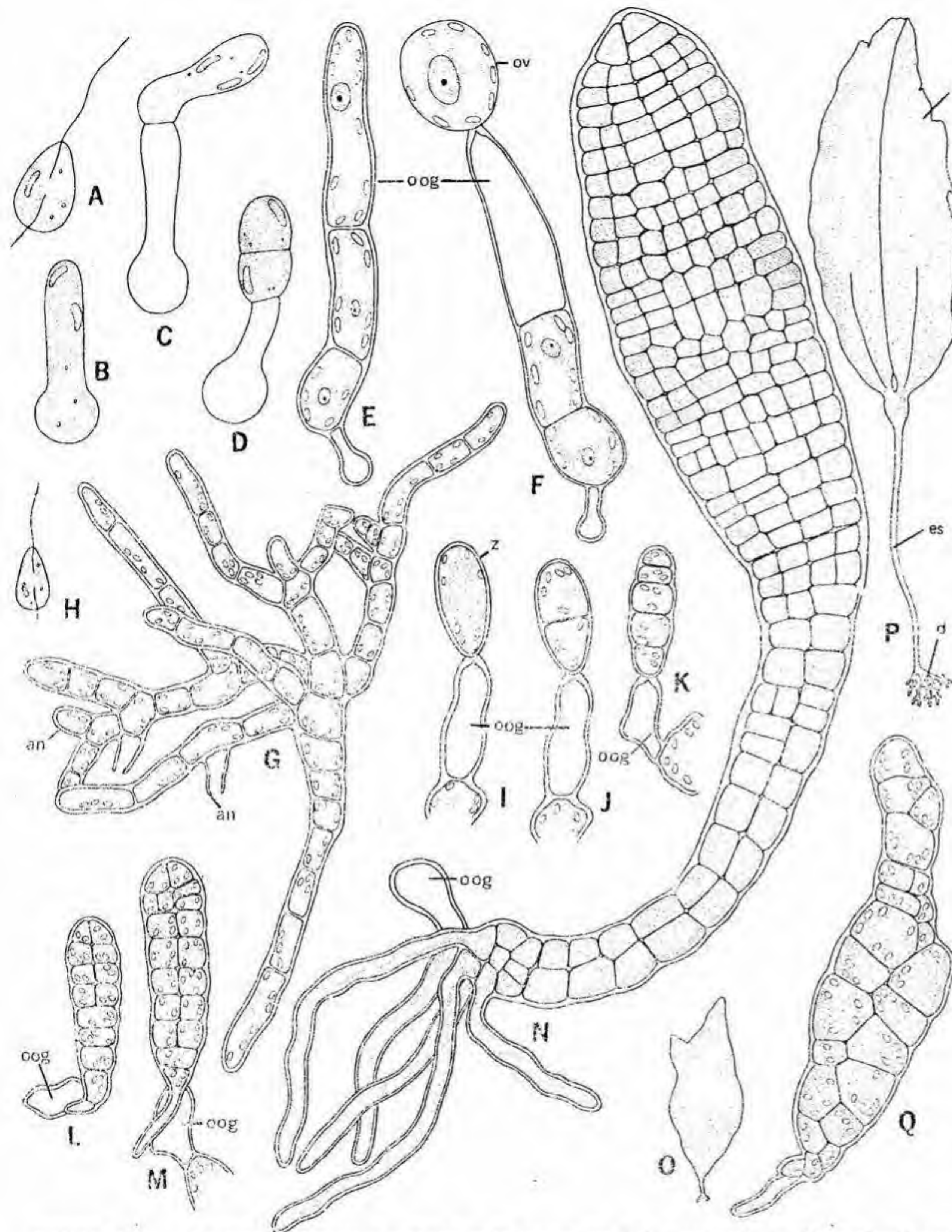


FIGURA 11-14 Fases del crecimiento y ciclo vital en las laminariales. A-Q, *Nereocystis*: A, zoóspora (meióspora), x 1000; B, zoóspora germinando, x 1000; C-E, fases del desarrollo del gametófito femenino, x 1000; F, gametófito femenino maduro con un oogonio vacío (oog), después de expulsar un óvulo no fecundado (ov), x 1000; G, gametófito masculino maduro con anteridios (an) inmaduros y maduros (vacíos), x 1000; H, espermatozoide, x 1000; I-K, cigoto (z) y primeras divisiones del esporófito joven unido al oogonio vacío, x 1000; L-N, fases del desarrollo del esporófito joven (L, M, x 800; N, x 400); O, P, fases finales (macroscópicas) del esporófito joven, (ll), lámina; (d), disco; (es), estipe, (O, x 0.5; P, x 0.3); Q, un joven "esporófito" anormal, desarrollado por partenogénesis, x 1000.

intercalares, el crecimiento tricotático, el crecimiento apical estricto o una combinación de éstos puede producir un talo básicamente filamentosos. Sin embargo, por agregación, fusión lateral o entrecruzamiento de estos filamentos ramificados se produce un gran talo pseudoparenquimático, como en *Leathesia* (fig. 11-8 D) o en *Desmarestia* (fig. 11-12 A, B). Este segundo tipo es fundamentalmente más sencillo que el primero, pero ni éste ni el otro producen generalmente formas tan grandes como las que proceden de los meristemas intercalares.

En *Fucus*, al igual que en otros miembros de las fucales, se encuentra una gran variedad de tipos de crecimiento distintos durante la ontogenia de la generación bien visible o delofítica. El embrión aparece en forma de un corto filamento (fig. 11-16 A-E), que pronto desarrolla una polaridad definida. Se forman en un extremo rizoides filamentosos y en el otro se diferencia pronto un ápice parenquimático. Aunque las células superficiales continúan dividiéndose, siguiendo el desarrollo de una depresión apical prominente, se establece el crecimiento tricotático (fig. 11-16 I, J). Sin embargo, este tipo de crecimiento pronto se interrumpe. La aparición en la depresión apical de la primera célula apical (fig. 11-16 K) inicia el crecimiento apical, que continúa durante el resto de la vida de la planta madura.

La diferenciación de las algas pardas más complejas, como las laminariales, es tal que pueden distinguirse en ellas estructuras hasta cierto punto comparables a los órganos de las plantas superiores. Morfológicamente, estas partes son parecidas a hojas, a tallos y a raíces (fig. 11-18), pero no funcionan como tales órganos verdaderos por carecer de las características típicas de un sistema vascular. La parte foliosa de una alga parda se denomina lámina; la parte cauloide se denomina espíto; y la parte de fijación se denomina disco, con frecuencia provisto de estructuras rizoides, los hapterios (figs. 11-14 P, 15, 19). Aunque estas estructuras no son tan complejas como las raíces de las plantas vasculares, no están necesariamente formadas por tejidos sencillos. Pueden diferenciarse en ellas regiones anatómicas definidas, como el meristodermo (llamado también epidermis), el córtex y la parte más interna o medula (fig. 11-15 A-F). En el córtex, pueden encontrarse células cribosas (fig. 11-15 D) y canales mucilaginosos (figs. 11-15 A, 17 C), mientras que en la medula pueden haber células del tipo de las floemáticas (figs. 11-15 B, D, 17 D). Morfológicamente y químicamente, las células pareci-

das a las del floema son muy semejantes a las células cribosas de las plantas vasculares. Experimentos realizados con marcadores radiactivos demuestran que dichas células tienen un papel activo en la conducción. También se ha puesto de manifiesto la presencia de calosa, típica de las células cribosas de las plantas superiores. Algunas regiones del estipe pueden ahuecarse y convertirse en flotadores, o pneumatocistes, que sostienen a la planta en posición más o menos erecta en el seno del agua (fig. 11-18).

REPRODUCCION Y CICLOS VITALES

Muchas algas pardas tienen un sistema vegetativo muy complejo; todas ellas tienen estructuras reproductoras relativamente sencillas. La reproducción sexual varía ampliamente, pero típicamente comprende una alternancia de dos generaciones pluricelulares.

La reproducción vegetativa puede realizarse por simple fragmentación del talo o por mediación de fragmentos pluricelulares especializados, como los propágulos de *Sphaerocera* (fig. 11-9 F). La fragmentación del talo es el único tipo de reproducción conocido en algunas especies flotantes, como *Sargassum* (fig. 11-20). Diversas especies de este mismo género, que viven fijas al fondo del océano en las zonas costeras, se reproducen sexualmente; pero las formas libres y flotantes han perdido según parece esta capacidad y viven perpetuamente en fase vegetativa (como en el Mar de los Sargazos). Como sistema suplementario de reproducción pueden formarse mitósporas (también denominadas esporas neutras) a partir de mitosporangios (pluriloculares), integrados por muchas celdillas (figs. 11-7 B, E, 9 G). La meiosis tiene lugar en un meiosporangio (unilocular) (figs. 11-7 D, F, 9 H, 11 C). Las meiósporas (zoósporas o aplanósporas) son producidas por división nuclear libre.

Dotadas de reproducción sexual, se encuentran plantas isógamas, anisógamas y oógamas, y, según parece, estos diversos tipos han aparecido repetidamente por evolución a lo largo de líneas evolutivas divergentes. Los gametos móviles son morfológicamente parecidos a las zoósporas de las algas pardas, aunque con frecuencia son más pequeños. Las formas isógamas producen gametos morfológicamente parecidos y de tamaño semejante. Los gametos anisógamos son también morfológicamente semejantes, pero uno de los

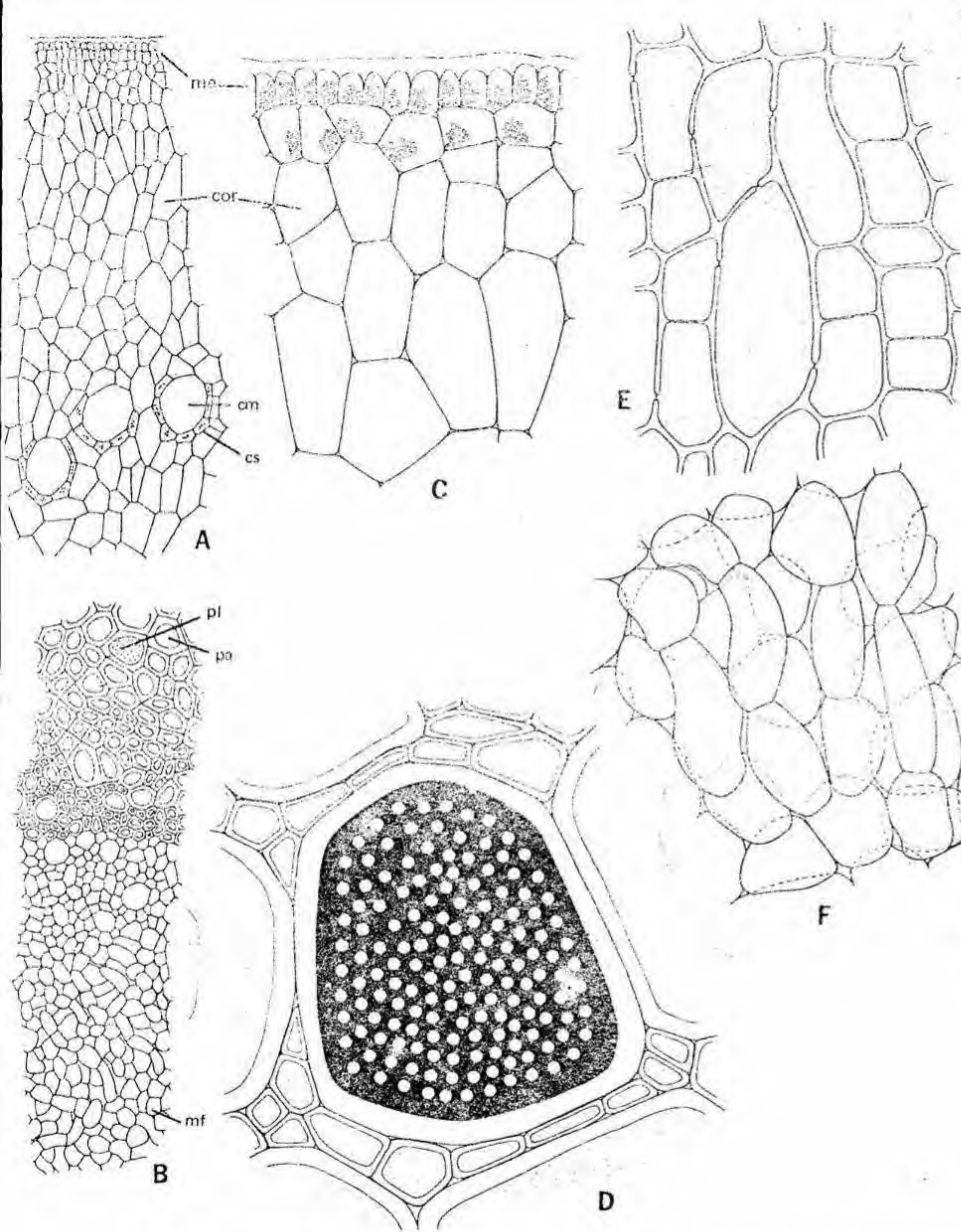


FIGURA 11-15 Anatomía del estipe de *Nereocystis*. A-D cortes transversos: A, parte externa del estipe, mostrando el meristodermo superficial (*me*), el córtex, compacto (*cor*), los conductos mucilaginosos (*cm*) y células secretoras (*cs*), x 150; B, porción interna del estipe, con células cribrosas de pared gruesa (*pa*), medula filamentosa (*mf*) y placas cribrosas (*pl*), x 150; C, aspecto aumentado de la región epidérmica, mostrando el meristodermo (*me*) y córtex (*cor*), x 600; D, corte transverso muy aumentado a nivel de una placa cribrosa, x 1200. E, F, cortes longitudinales: E, porción del corte externo, mostrando células con plasmodesmos, x 300; F, porción de medula filamentosa, x 450.

gametos (el femenino) es claramente mayor que el otro (el masculino). Las formas oógamas producen óvulos inmóviles que son fecundados por pequeños espermatozoides móviles. En general, la singamia se realiza en el agua, aunque algunos óvulos pueden mantenerse unidos (fig. 11-14 F) a la planta femenina haploide. En las especies oógamas (figs. 11-11, 14, 21) existen gametangios en los que se forman de uno a varios óvulos o espermatozoides. Sin embargo, en algunas de las especies isógamas o anisógamas (figs. 11-7, 9) los gametangios están subdivididos en muchos compartimentos, cada uno de los cuales produce un gameto único. Estos gametangios se denominan estructuras pluriloculares.

Las plantas sexuales de las algas pardas producen generalmente gametangios masculinos o gametangios femeninos. En algunos casos, los gametofitos masculinos y los femeninos se pueden distinguir morfológicamente (como puede verse en *Nereocystis*, fig. 11-14 E, G). En otras algas pardas, los gametofitos no pueden distinguirse entre sí (como en algunas especies de *Ectocarpus*, fig. 11-7 A). Cosa menos frecuente, otras especies de algas producen ambos tipos de gametos en la misma planta.

Todas las algas pardas, con la excepción de las fucales, pueden presentar una alternancia entre generaciones gametofítica y esporofítica, pluricelulares y de vida libre. En las algas pardas simplemente filamentosas, tales como las ectocarpales, existe una alternancia de generaciones isomórfica, en la cual las fases haploide y diploide son morfológicamente idénticas y fisiológicamente independientes en lo que se refiere a su aparato vegetativo (figs. 11-7 B, D, 23).

En las ectocarpales, los isogametos móviles (fig. 11-22 E, F) producidos en los gametangios pluriloculares (fig. 11-22 C, D) se fusionan entre sí, formando el cigoto diploide (fig. 11-22 H) que inmediatamente se divide para producir la generación diploide (esporofítica) (fig. 11-22 J). La generación esporofítica produce mitosporangios pluriloculares (fig. 11-22 T) que a su vez producen mitósporas diploides (fig. 11-22 U), capaces de multiplicar la generación diploide por medios asexuales. La meiosis tiene lugar en meiosporangios uniloculares (fig. 11-22 K-M). Las meiósporas resultantes (fig. 11-22 N, O) originan por crecimiento dos tipos de gametofitos haploides (fig. 11-22 Q, S, A, P, R, B), cada uno de los cuales produce un tipo de gametos (fig. 11-22 C-F).

En los órdenes más evolucionados, como en el de las laminariales, existe típicamente una

alternancia de generaciones heteromórfica, en la cual la fase haploide es una generación independiente y diminuta (aunque pluricelular), fisiológicamente de vida libre, y la fase diploide corresponde a la generación delofítica, relativamente grande (fig. 11-23). Algunas de estas generaciones esporofíticas, grandes y más complejas pueden ser anuales, como *Nereocystis*, pero alcanzan una longitud de 30 a 35 m en menos de cuatro meses. En otras especies puede ser perenne, como en *Pterygophora* (fig. 11-24), y alcanzar una longitud de unos 3 a 4 m entre los 10 y 15 años. Algunos datos de que se dispone indican que las generaciones gametofíticas libres de las laminariales pueden también ser perennes.

En una laminaria típica, los gametofitos haploides son microscópicos (fig. 11-23 A, B). El gametofito femenino (fig. 11-23 B) produce un óvulo (por cada oogonio) unido al extremo del oogonio (fig. 11-23 D). El gametofito masculino (fig. 11-23 A) produce muchos espermatozoides flagelados (normalmente uno por cada célula) que nadan hasta el óvulo (fig. 11-23 E). El cigoto resultante (fig. 11-23 F), al igual que en las ectocarpales (fig. 11-22 H), experimenta la mitosis para formar el embrión del esporofito (fig. 11-23 G-I). El esporofito continúa creciendo hasta originar el alga típica (fig. 11-23 J). En regiones especializadas de la lámina del esporofito (fig. 11-23 J) y en meiosporangios uniloculares, se realiza la meiosis (fig. 11-23 K). Las meiósporas nadadoras (fig. 11-23 M, N) se sedimentan y se fijan para producir, mediante mitosis, los dos tipos de gametofitos haploides (fig. 11-23 A, B).

En las fucales, la generación diploide corresponde a la fase pluricelular delofítica, mientras que la generación haploide ha quedado reducida a unas pocas células que se convierten ellas mismas en gametos (fig. 11-25). En otras palabras, la meiosis tiene lugar durante la formación de los gametos (figs. 11-21 B-D, M, N, 25 K, M) en la planta diploide. De este modo, los gametangios (fig. 11-25 A, B) son comparables a los esporangios unicelulares (y uniloculares) de las otras algas pardas. En comparación con otras feofíceas, las esporas funcionan básicamente como gametos, fusionándose inmediatamente (fig. 11-25 D) en lugar de desarrollarse y originar gametofitos de vida libre.

El embrión sigue un desarrollo complejo (fig. 11-16) antes de convertirse en el talo diploide ramificado dicotómicamente (fig. 11-25 G). Al llegar a la madurez, los ápices del tallo hinchados o receptáculos (fig. 11-25 H) producen numerosas

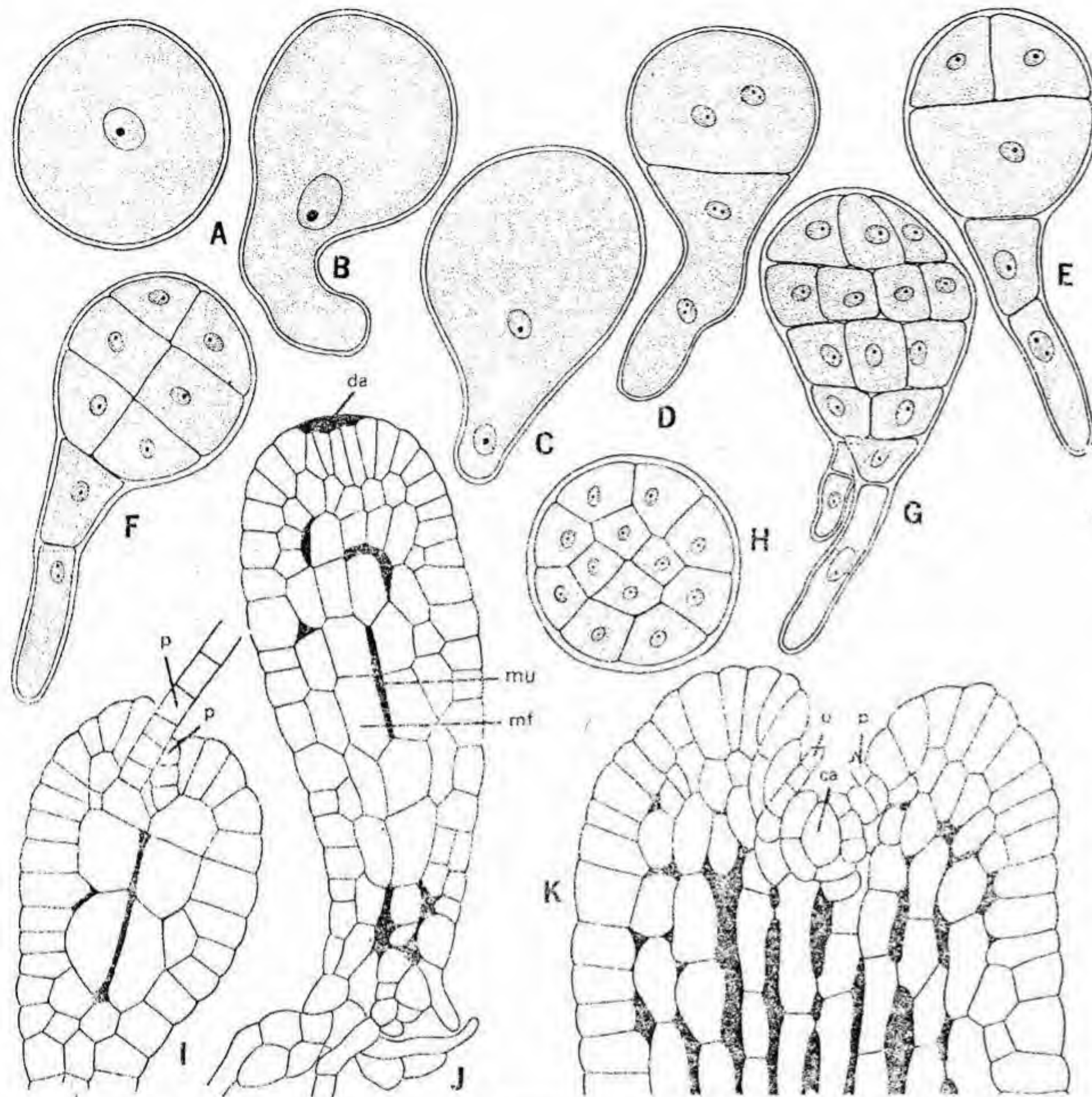


FIGURA 11-16 Fases iniciales del desarrollo de *Fucus*: A, zigoto, X 600; B-G, fases del desarrollo del talo juvenil, mostrando los núcleos, X 600; H, corte transversal de la parte terminal de G, 600; I, parte superior de un talo juvenil más maduro, mostrando dos pelos terminales (*p*), X 325; J, planta juvenil, mostrando la primera fase del desarrollo de la depresión apical (*da*), medula filamentosa (*mf*) y mucilago intercelular (*mu*), X 250; K, parte superior de un talo juvenil en fase más madura, mostrando la depresión apical, restos de pelos terminales (*p*), y la aparición de la célula apical (*ca*), X 325. (I, según Nienburg; J, K, según Oltmanns.)

y pequeñas cavidades, denominadas conceptáculos (figs. 11-21 A, 25 I), en las cuales se forman los gametangios (fig. 11-25 J, L). La meiosis se realiza en cada gametangio femenino unilocular (el oogonio, figs. 11-21 B-K, 25 J-K) produciendo ocho óvulos funcionales; en el gametangio masculino unilocular (anteridio, figs. 11-21 M-P, 25 L, M), se producen 64 espermatozoides. Este tipo del ciclo vital es, hasta cierto punto, comparable

al propio de los animales, en donde el organismo es diploide y las únicas células haploides son los gametos.

No se conocen casos en los cuales la generación diploide del alga parda esté reducida a una sola célula, el cigoto. Pero esta reducción es frecuente en especies de algas dulciacuáticas de las xantofíceas y clorofíceas (caps. 13 y 15).

En algunas algas pardas existen isogametos y

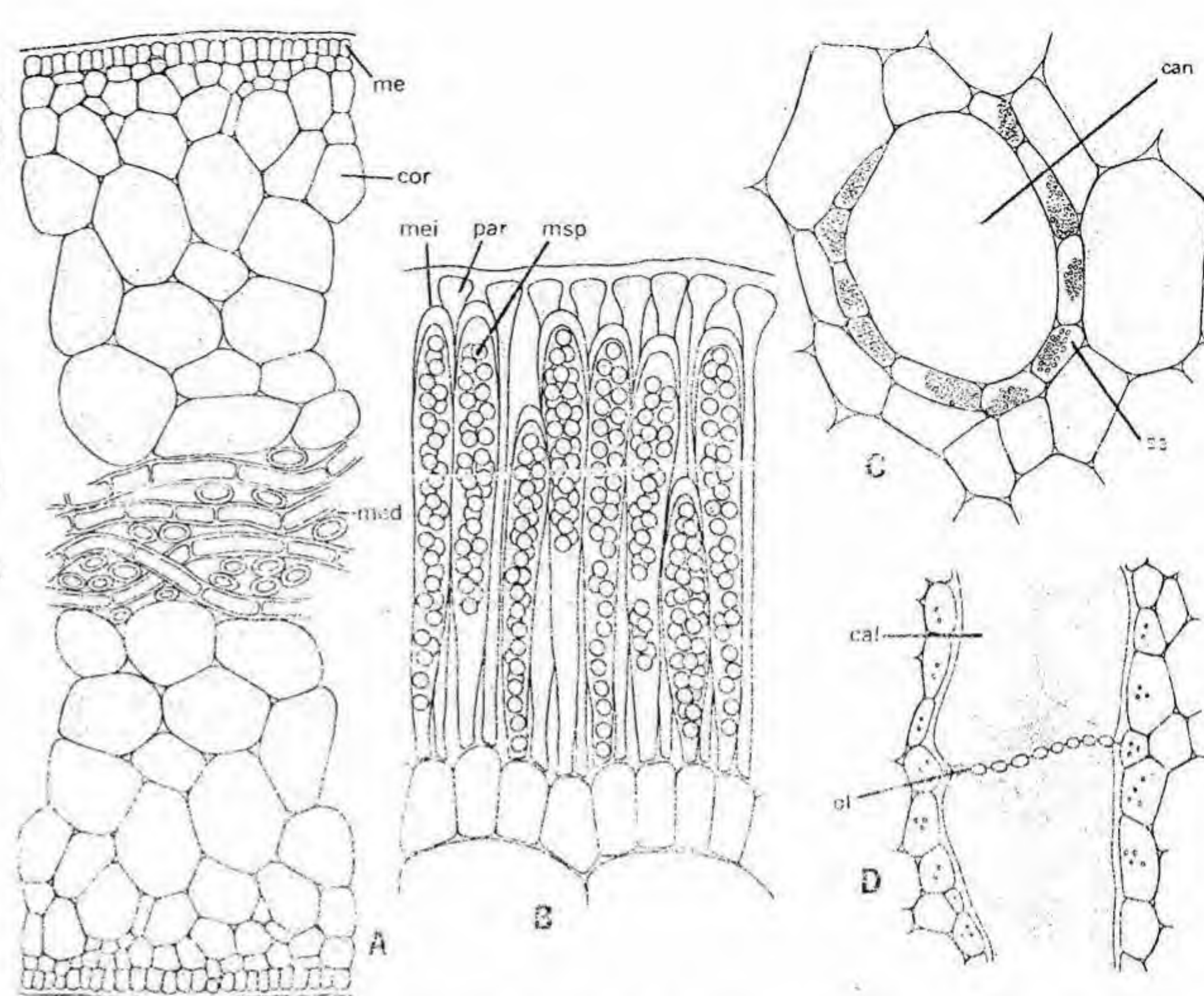


FIGURA 11-17 Anatomía y reproducción del esporófito de *Nereocystis*: A, corte transversal a nivel de una región estéril de la lámina, donde puede apreciarse el meristoderma (*me*), córtex (*cor*) y medula (*med*), X 350; B, corte transversal de la porción externa de una zona fértil de la lámina, mostrando meiosporangios (*mei*) uniloculares casi maduros con meiospores (*msp*) y paráfisis (*par*), X 720; C, corte transversal a través de un canal mucilagínifero, con células secretoras (*sel*) limitando el canal (*can*), X 400; D, corte longitudinal de una parte del estipe, a nivel de la placa cribosa (*pl*) y de células adyacentes (*se*) se observa el potente depósito de calosa (*cal*) en el interior de las células cribosas), X 650.

anisogametos que se desarrollan directamente para dar origen a plantas haploides comportándose así como mitósporas. Esto parece indicar que la reproducción vegetativa es más primitiva, que la fusión de las células ha tenido lugar de modo secundario y que la sexualidad es quizás relativa. Por ejemplo, en algunas especies isógamas de algas, ambos gametos son producidos por la misma planta; en otras especies isógamas, los gametos fusionan solamente con los que proceden de plantas distintas. El próximo paso en el desarrollo de la diferenciación sexual fue probablemente la anisogamia. El tipo de reproducción sexual más evolucionado es la oogamia. Una de las ven-

tajas de la reproducción sexual por oogamia consiste en que el gameto femenino grande e inmóvil, el óvulo, puede sobrevivir un tiempo más largo antes de ser fertilizado sin agotar sus reservas alimenticias. Asimismo, gracias a la relativamente gran aportación del óvulo, el cigoto resultante de su fecundación puede también sobrevivir durante más tiempo antes de desarrollarse.

LINEAS DE EVOLUCIÓN

Repetidas veces, en los grupos de algas más evolucionados encontramos casos de una línea

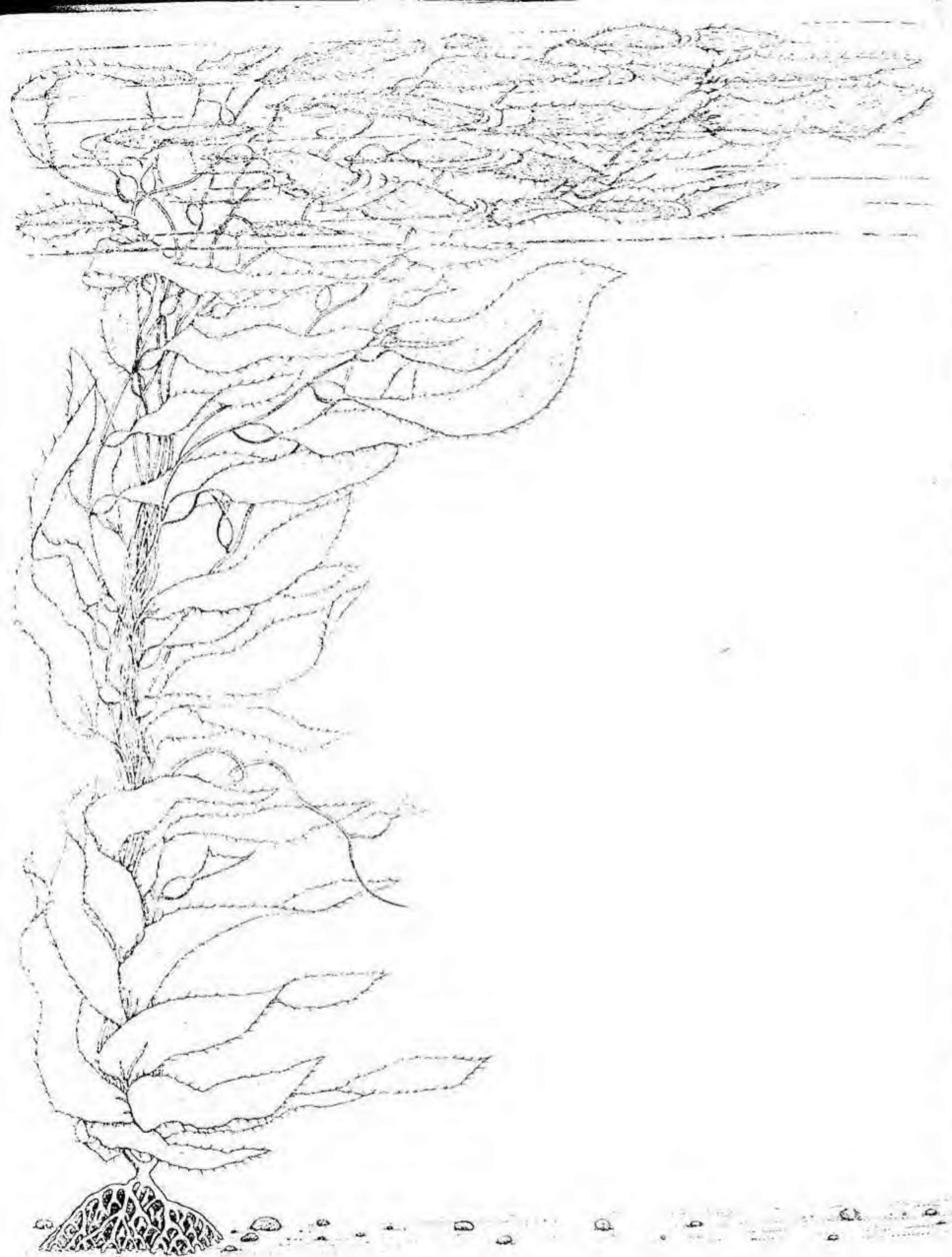


FIGURA 11-18 Aspecto general de *Macrocystis pyrifera*, mostrando el disco de fijación ramificado constituido por hapterios, y los estipes erectos que sostienen láminas foliáceas provistas de flotadores vasales, X 0,01. (Según un dibujo de M. Neushul, modificado.)

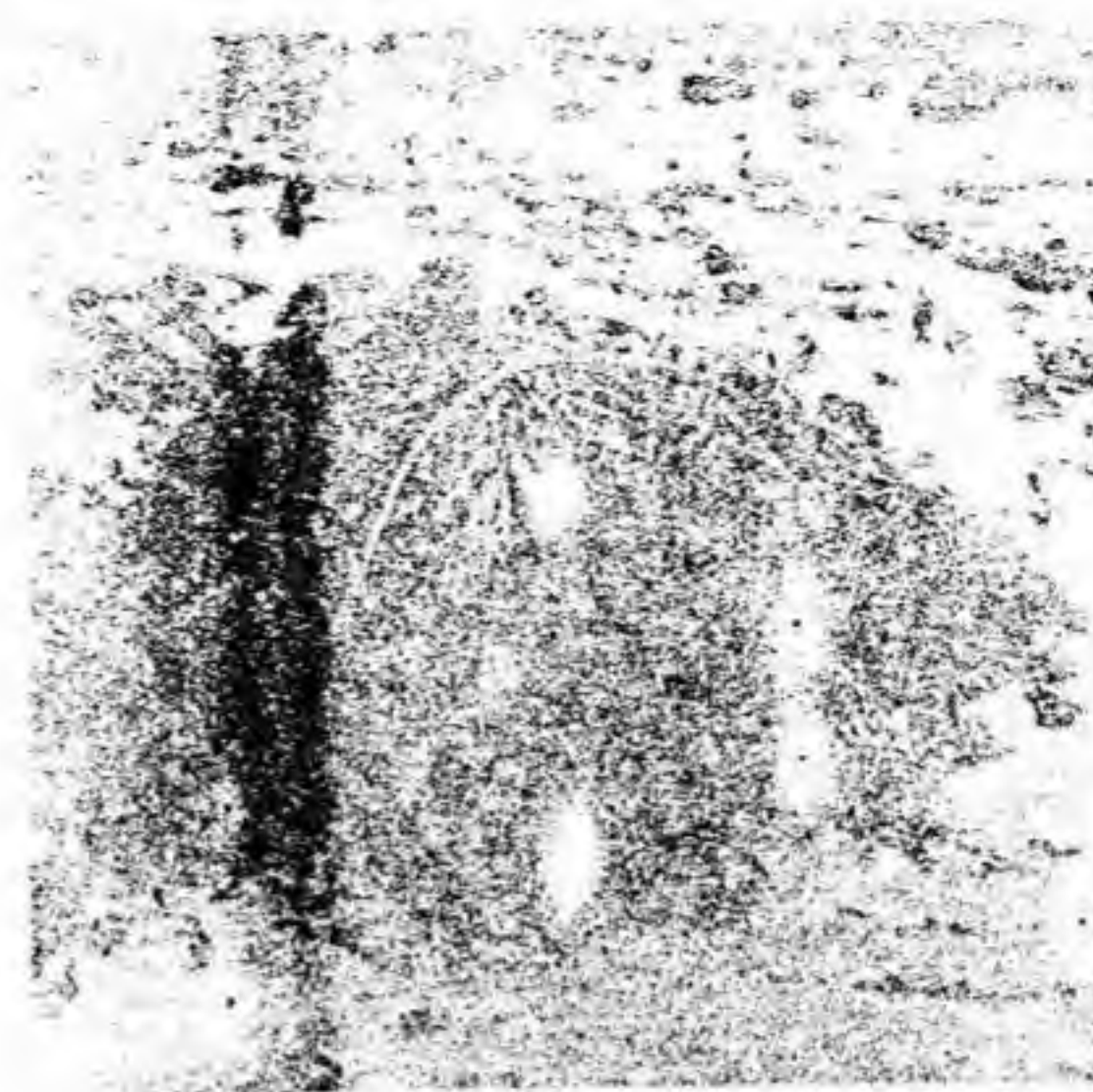


FIGURA 11-19 Disco de fijación de *Macrocystis integrifolia* adherido al sustrato, visto durante la marea baja, en la parte norte de Columbia Británica, X 0,1.



FIGURA 11-20 Planta de *Sargassum muticum*, fija al sustrato, X 0,1.

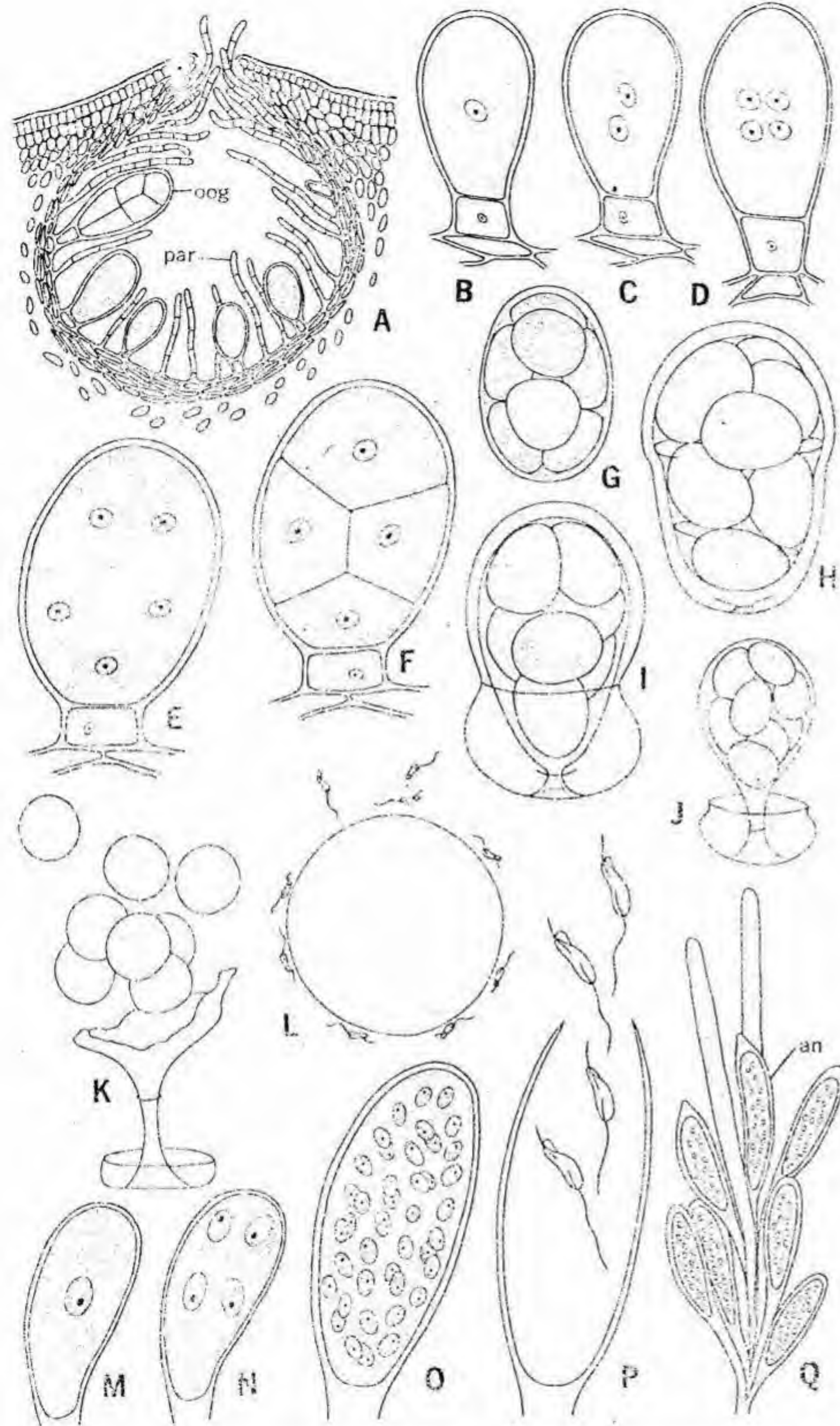


FIGURA 11-21 Reproducción en *Fucus*: A, corte transverso de la parte fértil del talo, mostrando un conopio con oögonios (oog) inmaduros y maduros, junto con paráfisis (par), x 125; B-K, fases del desarrollo y liberación de los óvulos en el oögonio; B-F, x 500; G, x 400; H, I, K, x 500; J, x 350; L, espermatozoides madurando junto a un óvulo no fecundado, x 1500; M-P, fases del desarrollo de los anteridios y liberación de los espermatozoides, x 1800; Q, ramita con varios anteridios (an), x 800. (H-L, según Thuret).

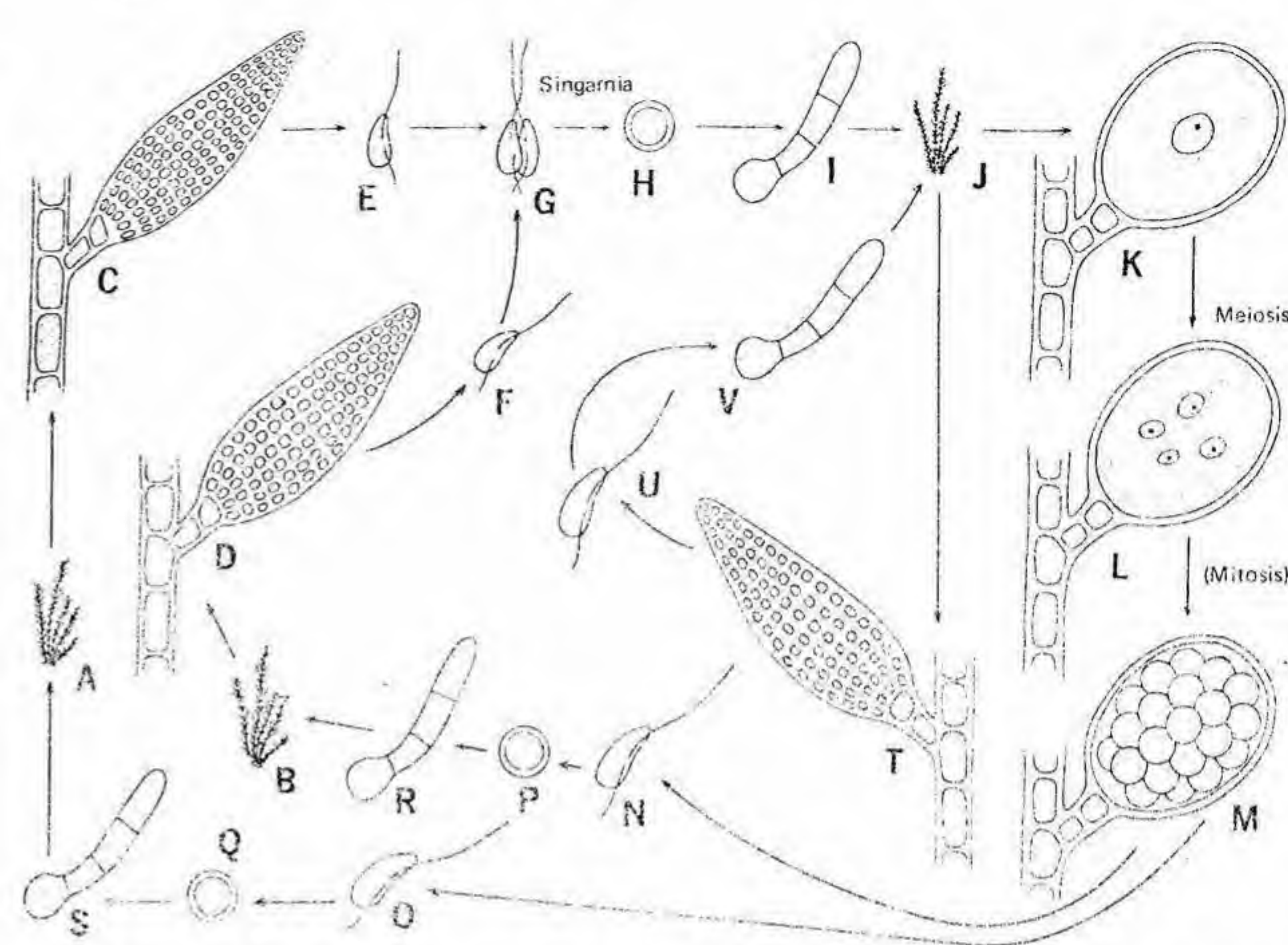


FIGURA 11-22 Ciclo vital de *Ectocarpus*: A, B, generación gametofítica, aspecto general; C, D, gametangios pluriloculares; E, F, gametos; G, cigamita; H, I, esporofito iniciando el desarrollo; J, aspecto del esporofito maduro; K, M, maduración del meiosporangio; N, O, meiosis; P, Q, gametofitos en fase de desarrollo; R, S, esporangio plurilocular sobre un esporofito; T, mitospora; U, V, esporofito en fase de desarrollo. (Para los detalles estructurales y tamaños relativos de cada estructura, véanse figuras 11-3 A, 7 A-D.)

evolutiva que conduce de la isogamia a través de la anisogamia hasta la oogamia. Entre las algas pardas existen buenas pruebas que nos indican que esta tendencia se ha ejercido a lo largo de dos o tres líneas de evolución claramente distintas, especialmente en los órdenes en donde existe una alternancia heteromórfica de generaciones. Tres de estas series evolutivas son particularmente bien claras.

Las ectocarpales comprenden las formas morfológicas más sencillas de las algas pardas. Un cierto número de géneros pertenecientes a otros órdenes, especialmente al de las cordariales, emergen de este grupo básico. Esta es la principal causa por la cual una división arbitraria en varias clases, según la proponen algunos investigadores, no correspondería a una disposición filogenética real y justificable. *Ectocarpus* es un buen ejemplo de las características primitivas en las algas pardas y, al mismo tiempo, nos sirve como un posible

prototipo del cual pueden haber derivado el resto de los grupos de las algas pardas (con la posible excepción de las fuciales).

A partir del tipo de ciclo vital de *Ectocarpus* (fig. 11-22) pueden haber derivado con facilidad formas con anisogamia y una alternancia de generaciones isomórfica (como en *Sphacelaria*, fig. 11-9). De un modo parecido, un tipo de reproducción sexual más evolucionado, la oogamia, aun con una alternación de generaciones isomórfica (*Dictyota*, fig. 11-11), se encuentra en la línea directa de evolución a partir de este grupo básico. Aunque en lo vegetativo *Nereocystis* (fig. 11-23 A) posee una fase gametofítica filamentosa (fig. 11-14 G) parecida a *Ectocarpus*, el esporofito se ha convertido en una fase esporofítica compleja, madura y altamente desarrollada. *Fucus* (fig. 11-25), en cambio, ha sufrido su reducción máxima en la fase haploide (1n), principalmente en los gametos, pero también posee una fase

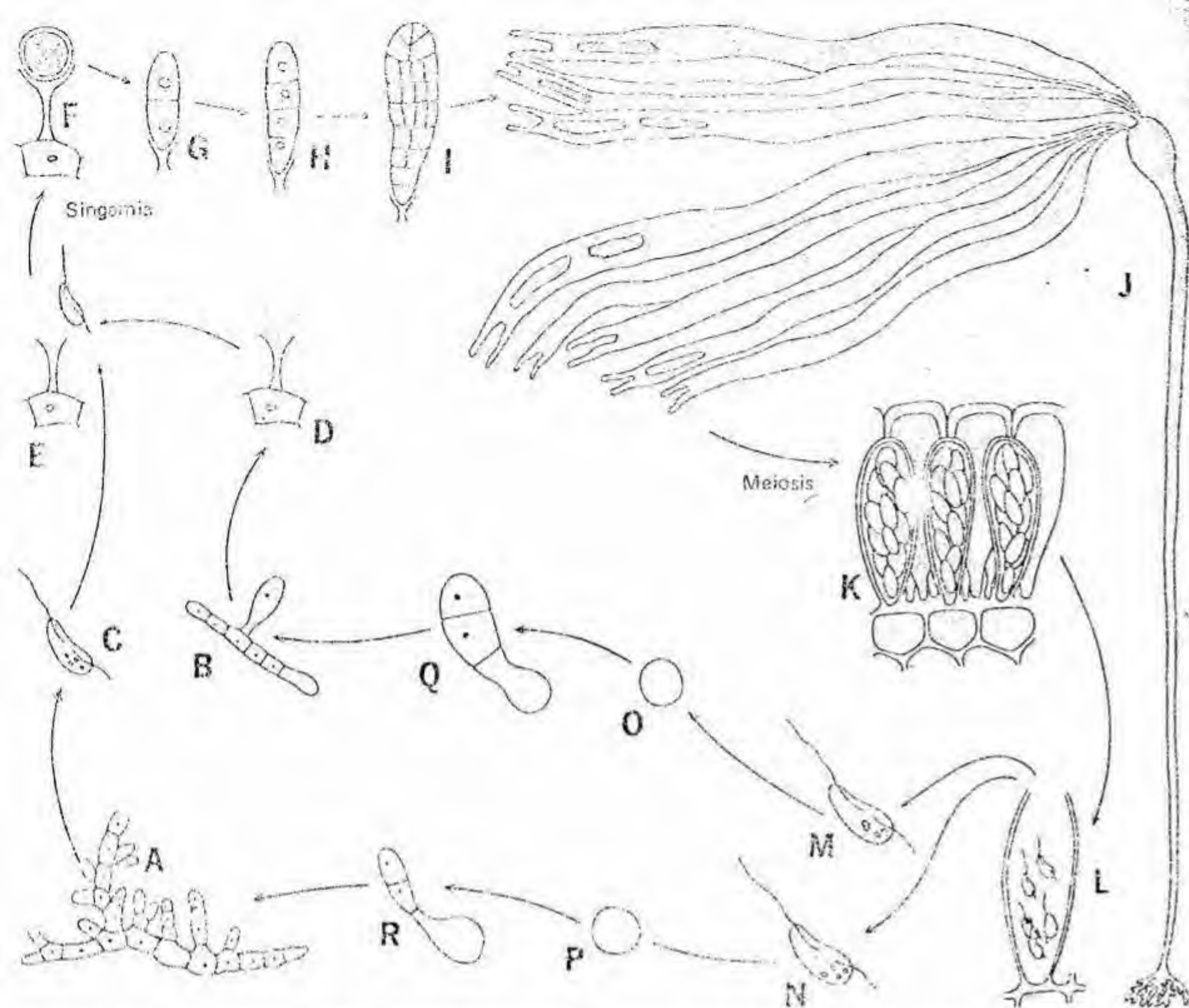


FIGURA 11-23 Ciclo vital de *Nereocystis*: A, gametofito masculino, con anteridios; B, gametofito femenino, con un oogonio; C, espermatozoide; D, huevo no fecundado; E, singamia; F, cigoto; G-I, desarrollo del joven esporófito sobre un tallo femenino; J, esporófito maduro con soros fértiles, oscuros, sobre la parte distal de las láminas; K, meiosporangio; L, liberación de las meiosporas; M, N, meiosporas; O-R, desarrollo de los gametofitos. (Para detalles y tamaños relativos de las estructuras véanse figs. 11-14, 15, 17.)

diploide ($2n$) altamente desarrollada y compleja.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Casi todas las algas pardas son marinas, o bien de aguas salobres o de lagunas saladas. Algunas especies (como *Sargassum*) viven flotando libremente lejos de las costas en el Atlántico Norte (Mar de los Sargazos); y en el Mar del Japón pueden encontrarse otras especies fijas o libremente flotantes en las marismas o lagunas saladas o semienterradas en la arena. Sin embargo, cuando se encuentran libres, estas algas pueden repro-

ducirse solamente por propagación vegetativa. Un cierto número de géneros de gran tamaño —tales como *Nereocystis* y *Macrocystis* que crecen fijos en el fondo de aguas más profundas (de 35 m o más) en el Pacífico Norte— forman densos bosques por debajo del nivel de las mareas (figs. 11-26, 27, 28). En algunas ocasiones, las ramas distales de estas grandes algas flotan formando densos entrelazados sobre la superficie del mar. En las regiones tropical y subtropical las numerosas especies de *Sargassum* (figs. 11-20, 29) también se presentan formando densos bancos. Estos “bosques” sirven como lugar de reproducción y alimentación para muchos animales marinos.

Las algas pardas más conocidas pertenecen a las laminariales y a las fucas. Aunque tanto en

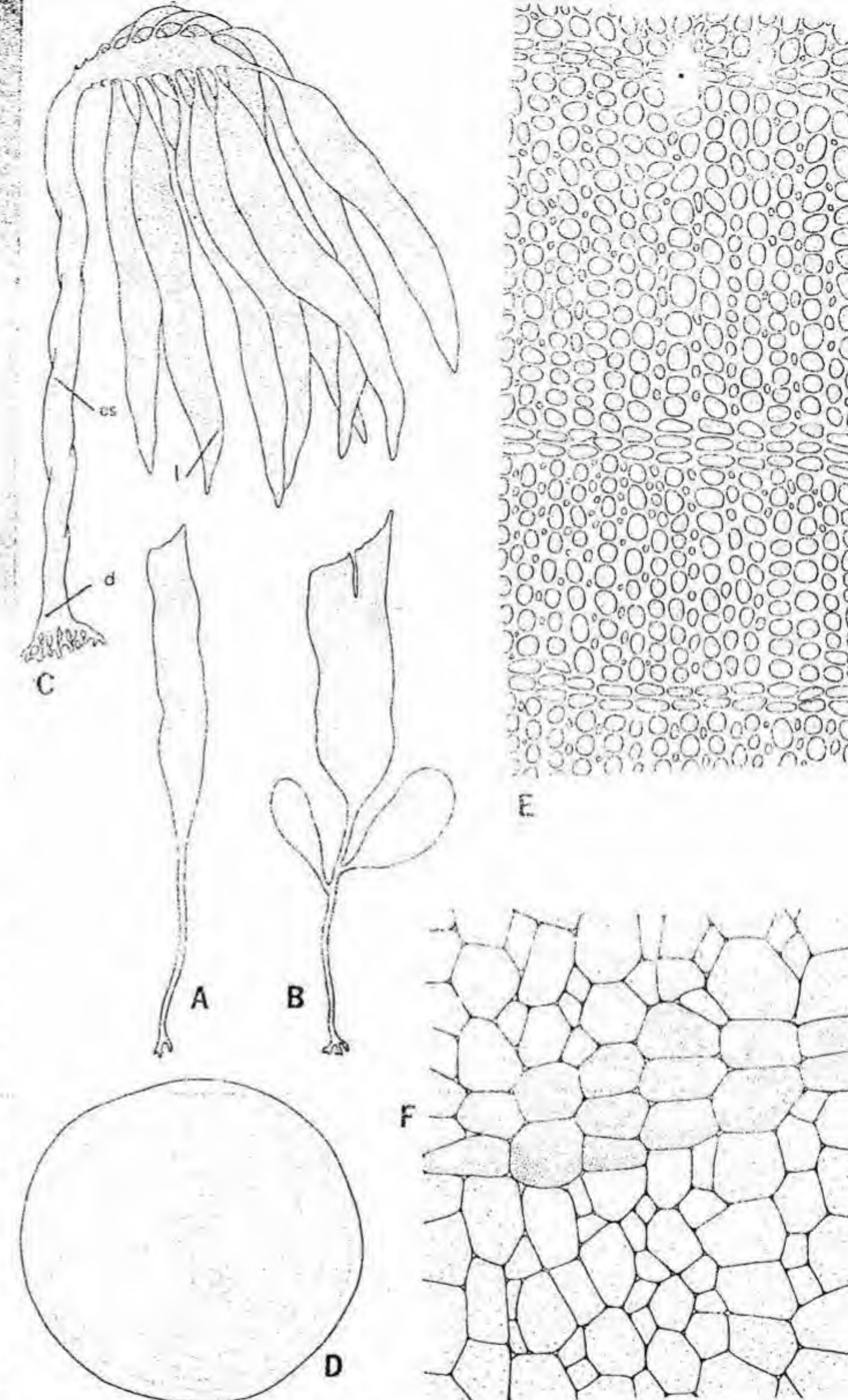


FIGURA 11-24 *Pterygophora*: A, B, esporófitos jóvenes, $\times 0.2$; C, esporófito maduro, (d), disco; (ll), lámina; (es), estipe, $\times 0.07$; D, corte transversal del estipe, mostrando los “anillos de crecimiento” constituidos por capas concéntricas de células diferenciadas, $\times 0.5$; E, aspecto aumentado de una porción de estipe, mostrando zonas bien definidas de células diferenciadas, $\times 50$; F, lo mismo que E, pero a mucho mayor aumento, $\times 150$.

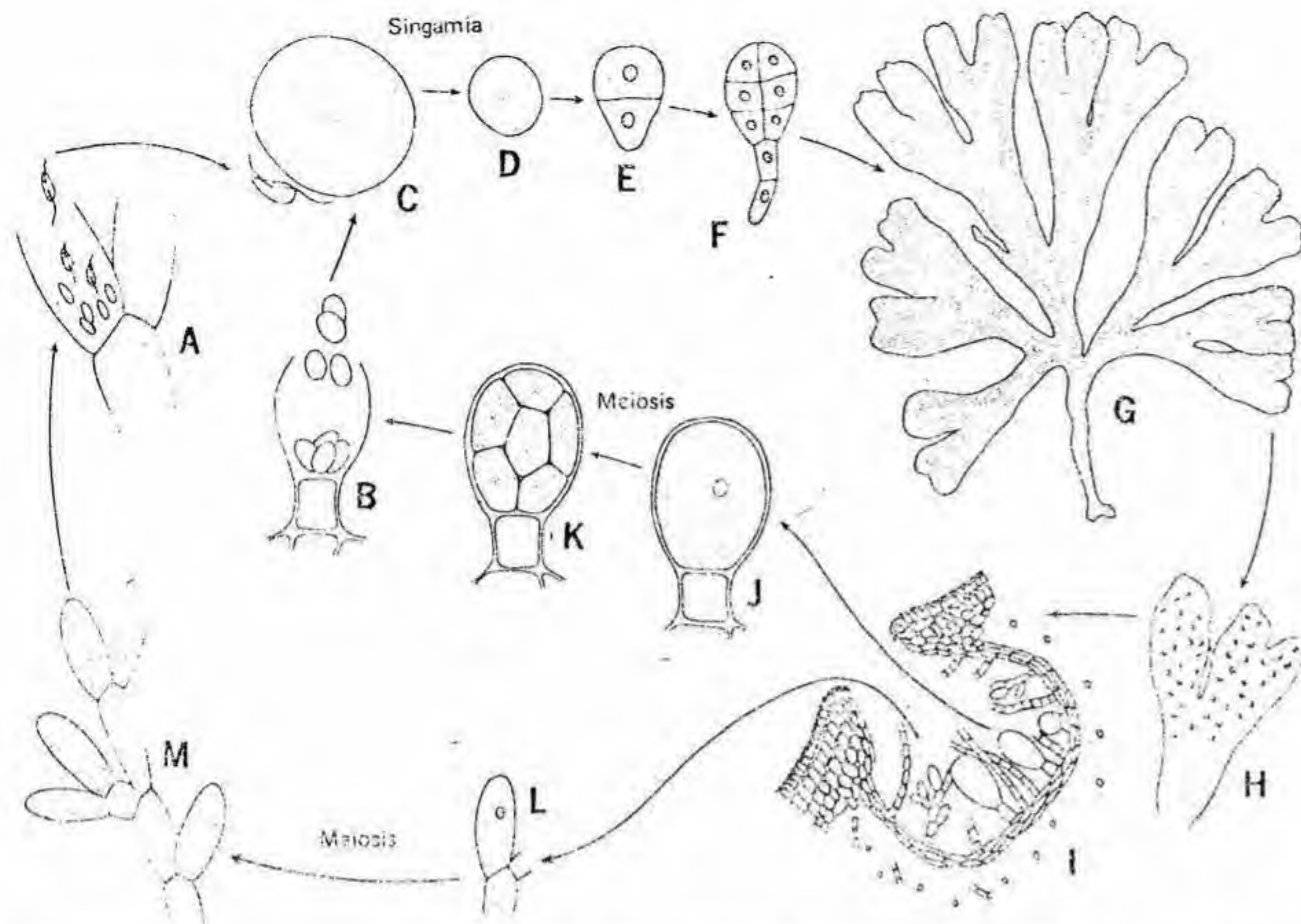


FIGURA 11-25 Ciclo vital de *Fucus*: A, anteridio maduro liberando espermatozoides; B, oogonio maduro liberando óvulos; C, espermatozoide maduro y óvulo poco antes de la fusión; D, cigoto; E, F, primeras fases del desarrollo del talo; G, talo maduro; H, región apical hinchada con receptáculos fértiles con numerosos conceptáculos; I, conceptáculo con estructuras masculina y femenina inmaduras; J, K, desarrollo, dentro del conceptáculo, del oogonio y de los óvulos; L, M, desarrollo dentro del conceptáculo, de una ramita con varios anteridios. (Para los detalles estructurales y tamaños relativos de las estructuras véanse figs. 11-16, 21.)

el hemisferio norte como en el sur se encuentran representantes de ambos órdenes, parecen tener dos centros de distribución distintos. Las laminariales son más ricas en géneros y especies en el Pacífico Norte y parecen tener un centro de distribución en la parte noroeste del Pacífico. Las fucales, en cambio, son más abundantes (en géneros y especies) en el hemisferio boreal y parecen tener un centro de distribución en el sur de Australia y Nueva Zelanda. Ciertos géneros de cada uno de estos grupos se encuentran en sólo una u otra de las regiones. En las fucales, por ejemplo, la gran *Durvillaea* (fig. 11-33) no se encuentra en el hemisferio norte; se encuentra solamente en las aguas frías de Australia, Nueva Zelanda y en otras regiones subantárticas. *Fucus* (fig. 11-32), en cambio, se encuentra solamente en el hemisferio septentrional. El nicho ecológico ocupado por *Fucus* en el hemisferio norte está ocupado en el hemisferio sur por otro miembro

de las fucales, *Hormosira* (fig. 11-31). Sin embargo, en las laminariales, *Macrocystis* se encuentra tanto en el hemisferio norte como en el sur. Pero no se encuentra en el oeste del Pacífico, ni en el Océano Atlántico, excepto en áreas muy restringidas del Atlántico Sur que bordea Sudáfrica y Sudamérica.

Aunque el mar suele considerarse como un medio más uniforme que la tierra firme, la topografía y el sustrato existente bajo el mar son igualmente variados. Al igual que en la tierra, la variedad de los habitantes marinos queda reflejada por una flora diversa. En el medio marino, el máximo número de especies y de individuos vive en las costas rocosas. Los fondos centogosos y las playas arenosas tienen generalmente una población pobre en algas, debido a la inestabilidad del sustrato. La textura o la rugosidad del sustrato puede determinar el tipo o el tamaño de la planta que puede fijarse en él. También la intensidad



FIGURA 11-26 Banco de *Nereocystis* en Columbia Británica, durante la marea alta.



FIGURA 11-27 Banco de *Nereocystis* en las islas Queen Charlotte, en Columbia Británica, durante la marea baja.

de las corrientes puede influir sobre la distribución de las algas. Las algas marinas no poseen verdaderas raíces, sin embargo, pueden presentar discos de fijación extremadamente fuertes, que les proporcionan un anclaje resistente a la acción de las olas y de la resaca más intensa.

Debido a las variadas condiciones (tanto en sentido vertical como en sentido horizontal) que existen a lo largo de las costas rocosas en donde

las algas pardas son predominantes, puede observarse normalmente una marcada zonación vertical y una distribución geográfica de las especies. Esta zonación está íntimamente relacionada con el fenómeno de la marea, que actúa sobre el medio marino. Las características de la marea varían ampliamente en magnitud y en otras propiedades de una a otra parte del mundo, de una a otra parte de un mismo océano e incluso, localmente,

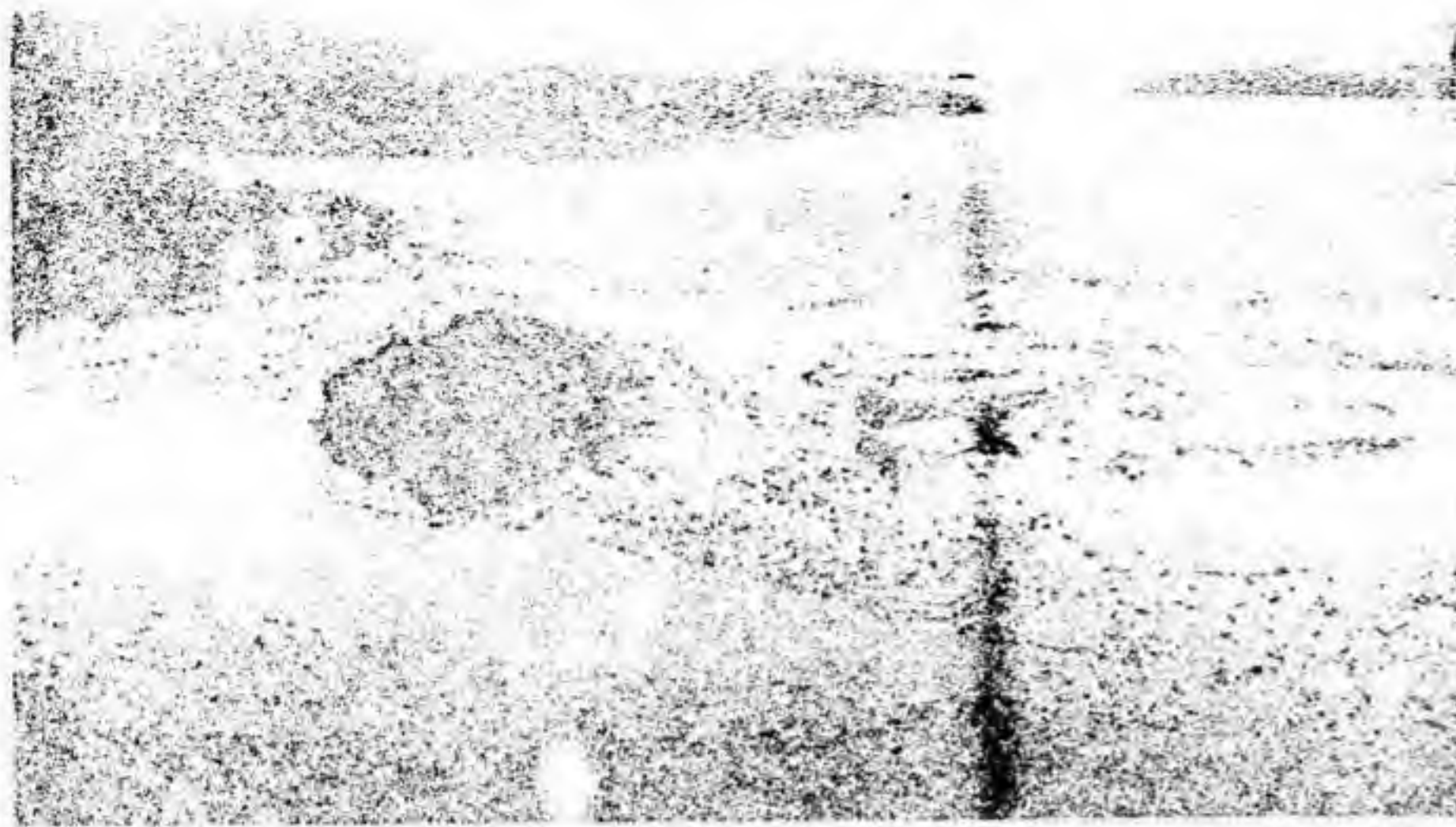


FIGURA 11-28 Banco de *Macrocystis integrifolia*, en la parte norte de Columbia Británica, durante la marea baja.



FIGURA 11-29 Porción distal de *Sargassum muticum*, con ramas en forma de hoja y neumatocistos (flotadores) esféricos, X 1.

de una a otra región. Muchos son los factores que modifican las condiciones de marea características de una zona determinada. El tipo de oscilación mareal más común se denomina ciclo mareal semidiurno, y en él el nivel del mar sube y baja dos veces en aproximadamente unas veinticuatro horas (fig. 11-34). El recolector de algas debe programar sus excursiones de recolección de modo que coincidan con los períodos de marea baja, pues es durante la bajamar cuando puede encontrarse y estudiarse el mayor número y variedad de algas marinas. La mayor parte de la región intermareal —la parte del fondo del mar que queda expuesta entre la línea de máxima altura del nivel del mar y la línea de mínimo altura durante la bajamar— queda expuesta cuando la marea es baja.

Los fenómenos marales están directamente relacionados con las fuerzas gravitacionales ejercidas sobre la Tierra por la Luna y por el Sol, con la fuerza centrífuga debida a la rotación del par Tierra-Luna sobre su centro de gravedad común y con la rotación del par Tierra-Sol sobre su centro de gravedad común. Aunque más pequeña que el Sol, la Luna está mucho más cerca de la Tierra, por lo cual su efecto es aproximadamente doble que el del Sol (fig. 11-35).

Es muy fácil comprender la influencia de estos cuerpos considerándolos en conjunto. Por ejemplo, la combinación de la atracción gravitatoria de la Luna y de la fuerza centrífuga sobre el

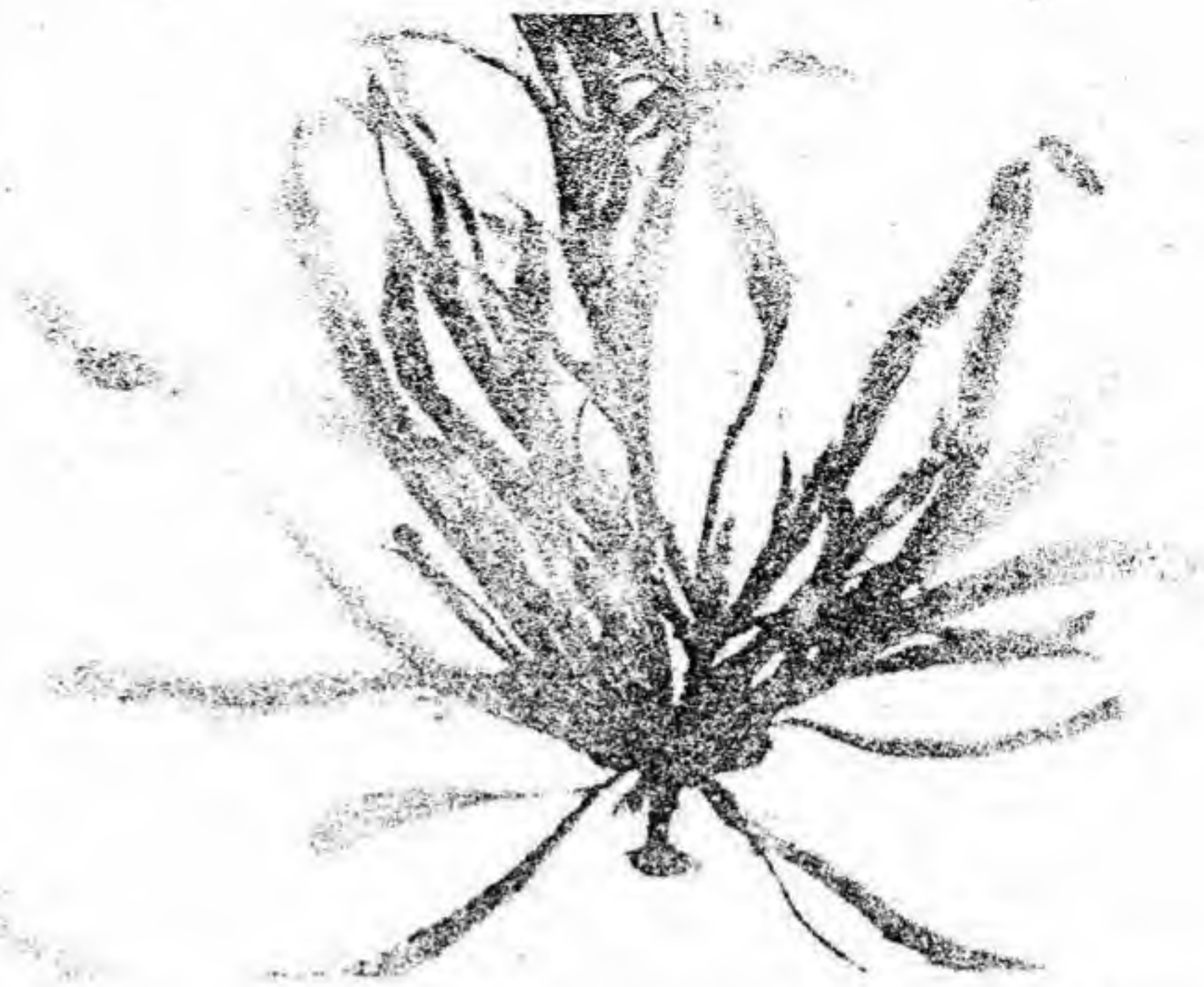


FIGURA 11-30 Parte basal de *Sargassum muticum*, mostrando las "hojas" acintadas y el disco de fijación, X 1.

océano provoca un desplazamiento del agua que eleva su nivel —es decir, que provoca una marea alta— tanto en la parte de la Tierra próxima a la Luna como, y simultáneamente, sobre la parte opuesta. Entonces, a medida que la Luna gira en relación con la Tierra, las mareas altas se van desplazando sincronicamente. La subida semidiurna al nivel de marea alta y el descenso hasta el nivel de marea baja es su consecuencia. El Sol ejerce un efecto similar, pero debido a que su rotación no está sincronizada con la de la Luna, el efecto combinado de las dos causas es más complicado que el que sería producido por cada uno de los cuerpos independientemente. Además, la forma del fondo del océano y de las costas tiene influencia sobre la corriente de agua mareal y, debido a ello, sobre el tipo de subida y de descenso del nivel. El efecto compuesto resultante puede, por ello, ser diferente según las distintas regiones geográficas. Por ejemplo, en las costas de la mayor parte del Océano Atlántico, las sucesivas mareas altas tiene aproximadamente la misma altura y las sucesivas mareas bajas llegan también a un nivel parecido. Cuando el Sol y la Luna se encuentran aproximadamente en línea recta con la Tierra —es decir, durante la luna nueva y la luna llena— el efecto de ambos se combina para producir mareas extremadamente altas y bajas, denominadas mareas vivas (fig.

11-35), aunque estas mareas se presentan durante todo el año. Cuando el Sol y la Luna se encuentran formando ángulo recto con la Tierra, los efectos tienden a restarse y las aguas altas y bajas no son tan extremas. Estas son las denominadas mareas muertas (fig. 11-35). En la periferia de la mayor parte del Océano Pacífico, las mareas son semidiurnas, pero las alturas de las mareas altas sucesivas pueden ser completamente distintas, y lo mismo ocurre con las sucesivas mareas bajas. Este tipo de mareas se denominan semidiurnas mixtas, y son indicio de la diferente respuesta del agua de la cuenca del Océano Pacífico frente a las mismas fuerzas que provocan mareas de igual intensidad en el Océano Atlántico. En unos pocos lugares sólo se produce una marea alta y una marea baja cada veinticuatro horas, por lo que se denomina marea diurna (fig. 11-34).

Las algas pardas pueden encontrarse en toda la región intermareal y extenderse a mayor profundidad hasta unos 35 m o más por debajo del nivel mínimo (según sea la transparencia del agua). Sin embargo, su hábitat característico corresponde a las zonas intermareal y submareal poco profunda. Debido al continuo avance y retroceso de la marea a lo largo de la zona intermareal, que puede alcanzar en algunos puntos una oscilación vertical de ocho o más metros, las plantas de esta zona se encuentran alternativa-

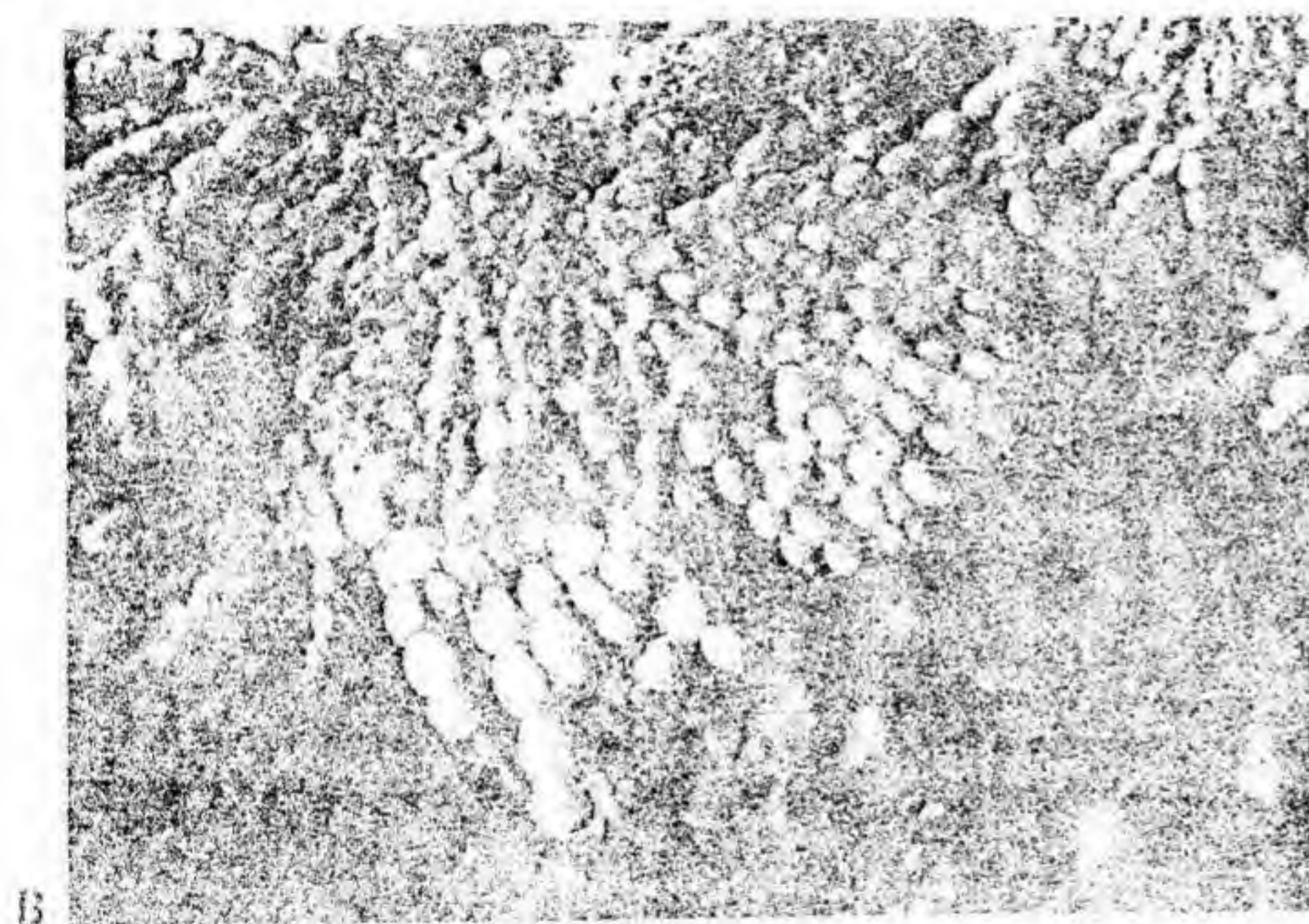


FIGURA 11-31 *Hormosira*, en Australia Meridional: A, banco denso durante la marea baja; B, detalle del mismo mostrando la existencia de conceptáculos sobre los receptáculos globulosos e hinchados, X 0,5. (Fotografías cedidas por H. B. S. Womersley.)

menos durante la mayor parte del día, en la mayoría de los casos. Esta es la única forma en que pueden obtener directamente, a través de su superficie, las sustancias inorgánicas y de otro tipo necesarias para el crecimiento de la planta.

La distribución vertical de una determinada alga marina puede estar relacionada, en parte, con la cantidad de luz que necesita, con la acción del oleaje, con su capacidad para resistir las heladas o la desecación o por la cantidad de oxígeno disponible. Puesto que la energía necesaria para sintetizar las sustancias alimenticias por parte de las algas marinas procede del Sol, el grado de penetración de la luz del Sol en el agua (o sea la transparencia de ésta) es un factor muy importante. Tanto la composición como la intensidad de la luz cambian con la profundidad del agua. Puesto que la profundidad en la cual crece una determinada especie depende de la luz que allí llega, la distribución de estas plantas puede también cambiar con la latitud. En las latitudes más bajas, la luz puede penetrar hasta una profundidad mayor que en las latitudes mayores. Pueden descubrirse en las algas exigencias específicas en intensidad lumínica, composición de la luz e incluso duración de la iluminación. En el Mediterráneo, en donde el agua es muy transparente, se han encontrado algas bentónicas a profundidades próximas a los 100 m, pero en el Pacífico noroccidental, en donde las aguas son bastante turbias, no se encuentra un desarrollo significativo de algas por debajo de los 35 m. Estos son solamente algunos de los importantes factores causantes de la marcada zonación que se observa en las algas pardas (y en otros grupos de algas fijas, como las algas rojas y las algas verdes) sobre las costas rocosas.

Como respuesta a estas diferencias verticales del medio ambiente, ciertas especies pueden encontrarse solamente situadas a gran altura dentro de la zona intermareal y pueden formar bandas estrechas a lo largo del litoral. Entre éstas figuran los *Fucus* (fig. 11-32) y géneros próximos. Algunas de estas plantas pueden quedar emergidas durante horas e incluso durante varios días consecutivos. Los ficocoloides, como la alga, retienen el agua en los tejidos de la planta con gran eficacia, ayudando a estas algas a resistir a la deshidratación que tiende a afectarlas cuando están expuestas al sol o a las heladas. En la región intermareal media de las partes expuestas de las costas del Pacífico, *Postelsia* forma una zona bien definida. Otras especies y géneros, como *Pterygolum* (fig. 11-24), quedan sólo expuestos en



FIGURA 11-32 Planta de *Fucus* mostrando el aspecto verrucoso debido a los conceptáculos implantados sobre los receptáculos hinchados, X 0,3.

pocas ocasiones. Asimismo, otras especies (algunas pertenecientes al género *Desmarestia*, fig. 11-12) viven solamente en la región submareal y no quedan nunca expuestas al aire.

Se encuentran también tipos de distribución bien marcados relacionados con los cambios fisiológicos que tienen lugar tanto en sentido horizontal como en sentido vertical. Ciertas algas marinas son características de aguas de elevada salinidad; otras, en cambio, pueden penetrar en las aguas salobres. En conjunto podemos observar una marcada disminución progresiva de géneros y de especies en la flora de algas pardas a medida que nos desplazamos desde las regiones frías, ártica y antártica, hacia las aguas más cálidas de los trópicos. En general, las algas pardas crecen en abundancia en las condiciones adecuadas para la mayor parte de las plantas fotosintetizadoras: luz y temperatura óptimas y un aporte constante de iones nutritivos inorgánicos y sustancias de crecimiento. Estas plantas fotosintetizadoras se encuentran en las aguas frías y poco profundas de la plataforma continental, en donde el aporte de aguas continentales, la turbulencia y la ascensión de aguas más profundas y ricas en elementos nutritivos les proporcionan las sustancias constituyentes necesarias.

IMPORTANCIA Y USOS

La importancia indirecta que para el hombre tienen los fitófitos que crecen en las regiones costeras está relacionada una vez más con sus posibilidades como productores primarios. Las algas planctónicas —como las diatomeas, dinofla-

de temperatura, luz y salinidad, se observa una marcada distribución vertical de géneros y especies en bandas horizontales distintas que, en general, están íntimamente relacionadas con las características de las mareas en cada región particular. Puesto que la mayoría de las algas carecen de raíces, tallos y hojas verdaderos, y presentan muy poca capacidad de conducción, la totalidad de la planta debe estar recubierta por el agua por lo

mente sumergidas y emergidas durante períodos de tiempo variables. Las condiciones fisiológicas a las cuales están sujetas las algas de esta zona varían ampliamente, en ocasiones de uno a otro punto separados entre sí por distancias verticales bastante pequeñas. Puesto que las exigencias físicoquímicas de las algas marinas son distintas, debido a que muchas de las algas presentan límites de tolerancia muy estrechos frente a cambios

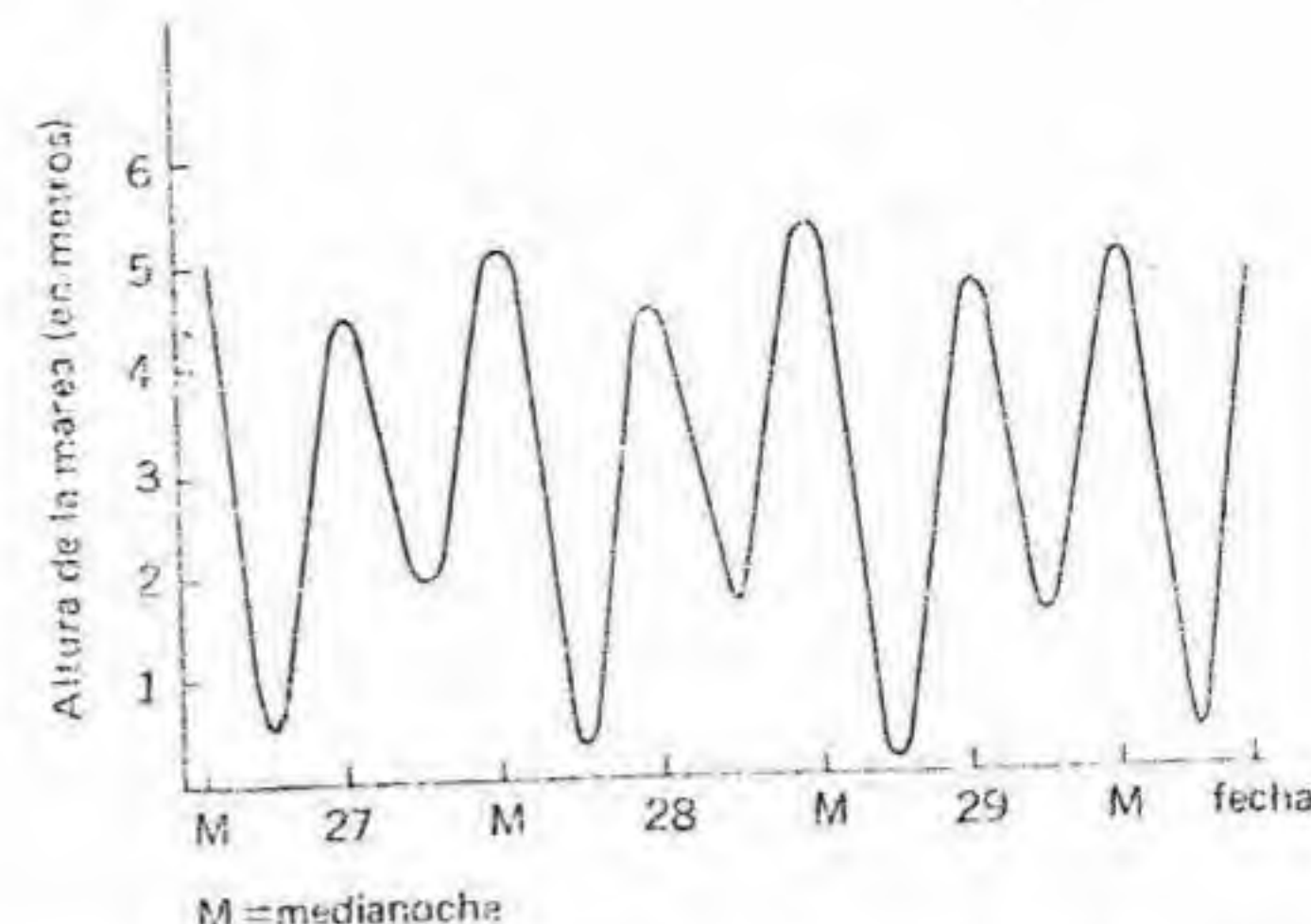


A



lados y otros - son los productores primarios más importantes del mar. Estas algas flotantes o nadadoras disponen de una extensión del globo terráqueo y de un volumen de agua mucho mayor del que tienen para su fijación las algas bentónicas. Dichas algas bentónicas o algas marinas fijas cubren un área pequeña, sobre todo debido a la relativa limitación de superficie de plataforma continental o de aguas suficientemente poco profundas para permitir que llegue hasta las plantas suficiente luz. Menos de una décima parte de los océanos, sumándoles los mares adyacentes, presentan una profundidad inferior a unos 225 m, y las algas raramente llegan a crecer a esta profundidad. Sin embargo, en las zonas costeras, el crecimiento de estas algas fijas constituye una importante contribución a la economía del mar. La extensa superficie de estas plantas representa un sustrato que puede ser aprovechado por pequeños animales sésiles; entre sus rizoides ramificados, los discos adhesivos pueden alojar muchos y diversos pequeños animales. Los densos "bosques" de la zona submareal representan zonas de protección y de reproducción habitadas por animales mayores, nadadores, entre los cuales cabe contar los peces. Algunos animales marinos se alimentan directamente de los tejidos de estas algas mayores y otros se aprovechan indirectamente de ellas, alimentándose de los detritus debidos a la descomposición de sus tejidos. Algunos ejemplares de *Nereocystis* alcanzan longitudes de más de 35 m y pueden pesar más de 125 kg (en

FIGURA 11-34 Características típicas de la marea durante un período de varios días (del 27 al 29 de junio) en el extremo norte de la isla de Vancouver, en Columbia Británica.



peso fresco). Estas plantas representan una abundante fuente de detritus en las regiones costeras, que son aprovechados por los animales filtradores. Las algas de gran tamaño también contribuyen de forma significativa al enriquecimiento del fitoplancton en ciertas fases de su ciclo vital, debido a la emisión de sus células móviles (zoósporas y gametos). En los bancos densos de *Nereocystis*, a profundidades medias de unos 20 m, se ha estimado en 3 000 000 el número de zoósporas (de unas cinco micras de diámetro) que pueden producirse por litro y por día, desde junio hasta septiembre. La producción primaria total en esta zona comprende también las células reproductoras liberadas por otras algas menores y por otras que crecen junto a los discos adhesivos de los pies de *Nereocystis*.

Las algas pardas de gran tamaño pueden tener también una importancia directa para el hombre. Diversas especies de laminariales han sido empleadas como alimento (denominado kombú) en Oriente desde 1730. Las algas se tratan de una forma especial, se dejan secar y se prensan en bloques. Antes de la cocción, estos bloques se cortan en finas rebanadas con un cuchillo bien afilado y se emplean de diversos modos: remojadas en agua, hervidas y servidas como verdura; guisadas con carne, y empleadas, previamente molidas, para preparar sopa o juntamente con arroz y salsas; en maceración para preparar cierta bebida, o impregnadas de azúcar y consumidas como un dulce. La mayor parte del kombú procede del Japón; aunque gran parte de él es consumido por los japoneses, otra gran parte es exportada a China y a otros países.

La algina o ácido alginico, producido exclusivamente por estas algas, se encuentra en las plantas, sobre todo como parte constituyente de la pared celular. La algina es una sal de un ácido poliurónico (el ácido manourónico). Las sales solubles (de sodio, amonio, potasio) de este polímero se denominan alginas. En Inglaterra y en California, se han desarrollado importantes industrias basadas en la algina, y de un modo más limitado también en las provincias marítimas del Canadá y de Australia. Las ricas poblaciones de estas algas son explotadas por medio de segadoras montadas sobre embarcaciones. Este tipo de cosechadoras mecánicas pueden recolectar varios cientos de toneladas de algas en un día, cortándolas a un metro por debajo de la superficie.

Aunque las aplicaciones del ácido alginico son en sí limitadas, sus sales -los alginatos-, tanto en forma soluble como en forma insoluble, tienen una gran variedad de empleos. El ácido alginico puede absorber de diez a veinte veces su propio peso en agua, pero al secarse origina una materia tan dura que puede ser torneada. En agua produce soles viscosos o gomosos. Por ser un ácido débil, forma una amplia variedad de alginatos que tienen propiedades interesantes, así como compuestos complejos de tipo plástico. Por ejemplo, el alginato amónico se emplea en el ignifugado de edificios; el alginato plástico se utiliza para preparar plásticos y como sustitutivo del almidón de plancha, y el alginato sódico se utiliza como estabilizador de las cremas para helados y otros productos derivados de la leche.

Existen otros muchos empleos de los alginatos y de sus derivados en procesos industriales.

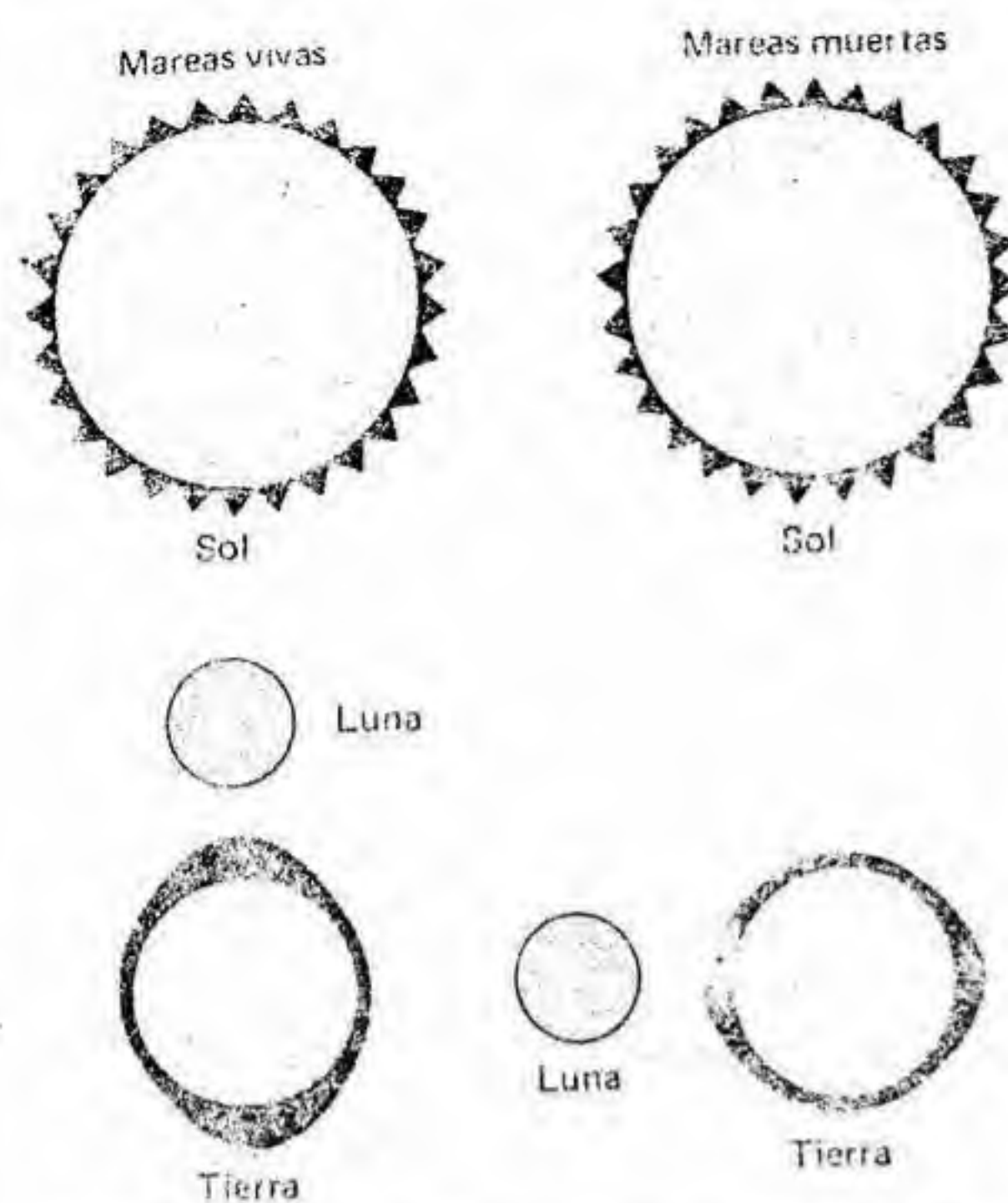


FIGURA 11-35 Posiciones del Sol, Luna y Tierra durante las mareas vivas y las mareas muertas, con el efecto relativo de la altura de la marea representado por medio de la banda negra que rodea la Tierra.

Se emplean también como fijadores de la tinta de imprenta; en la fabricación de jabones y de champú; como material moldeable para la fabricación de miembros artificiales, y en la manufactura de botones. Se emplean también en fotografía para preparar la emulsión de las películas; en la fabricación de pinturas y barnices; en materiales de molde para la prótesis dental; en acabados de cuero, y en insecticidas. Diversos preparados farmacéuticos, como la pasta dental, crema de afeitar, lápiz de labios, medicinas y tabletas, se preparan a base de alginatos. Como ya citamos previamente, se emplean extensamente en la industria alimenticia como estabilizadores; se usan también como clarificadores en la fabricación de la cerveza.

Las algas pardas han sido empleadas en muchos casos como fertilizantes, aunque actualmente se disponen de otras fuentes de precio más reducido. Una parte considerable del valor de las algas marinas como fertilizantes se debe a su contenido en oligoelementos y en sustancias orgánicas de crecimiento. Las algas marinas acumulan ciertas sustancias a concentraciones significativamente más elevadas que las existentes en el agua de mar. Debido al gran número de elementos químicos que se encuentran en el agua de mar, y

que se encuentran también en las algas, las enfermedades provocadas por alguna deficiencia en algún elemento en las plantas terrestres pueden con frecuencia ser remediadas con la aplicación de fertilizantes a base de algas. Se ha afirmado que la cantidad total de constituyentes fertilizantes contenidos en las algas frescas puede compararse a la cantidad existente en el estiércol, aunque las algas contienen mayor cantidad de sales potásicas, menos fósforo y aproximadamente la misma cantidad de nitrógeno. Por esta causa están especialmente indicadas para cultivos como las remolachas y las patatas. En el siglo pasado se recuperaban grandes cantidades de yodo a partir de las algas marinas, hasta que se descubrieron otras fuentes más baratas de este elemento. Por ello esta industria ha ido desapareciendo, aunque todavía pervive hasta cierto punto en el Japón.

FILOGENIA

No se conocen fósiles pertenecientes a períodos anteriores al Triásico, que puedan ser atribuidos a las algas pardas con un cierto grado de certidumbre, aunque según parece se encuentran a principios del período paleozoico fósiles más o menos parecidos a *Fucus*. Algunos filogenetistas han sugerido un posible origen de las algas pardas que se situaría en el Proterozoico o a finales del período arqueozoico. En general, se dispone de pocos datos paleobotánicos que puedan ayudar a establecer la historia geológica de este grupo. Se aprecia sin dificultad que las algas pardas no están íntimamente relacionadas con ningún otro grupo actual de algas. Lo más probable es que hayan derivado de un grupo ancestral de algas con dos flagelos implantados lateralmente comparable al formado por las características células móviles de las algas pardas actuales. El hecho de que no se conozcan especies actuales de flagelados unicelulares de vida libre relacionados con los feófitos, no significa necesariamente que no existan en el mar. Nuestro conocimiento del nanoplankton marino es todavía demasiado fragmentario para excluir la posibilidad de encontrar algún predecesor de las algas pardas entre los flagelados vivos. Basándose en el parecido, en la dotación flagelar de algunas de las crisofíceas, se ha sugerido la posibilidad de un antecesor común para las algas pardas y para las crisofíceas. Esta opinión se apoya también en la presencia de clorofila *c* y de fucoxantina en las crisofíceas y bacilariofíceas (véase cap. 10). Una relación más remota entre

las algas pardas y los pirrófitos (véase cap. 9) ha sido también apuntada, basándose en la presencia de clorofila *c* en la mayoría de las dinofíceas. Si estas tres divisiones tuvieran un origen común es probable que las algas pardas hubieran tenido como antecesor algún precrisófito (véase fig. 7-4).

Se considera que el orden de algas pardas más primitivo es el de las ectocarpales. De este grupo o de un antecesor parecido a *Heterocarpus* habrían aparecido todos los demás grupos de algas pardas, con la posible excepción de las fucales (fig. 11-7). Las características marcadamente distintas de forma y dotación flagelar de

los espermatozoides parecen revelar un origen distinto del orden de las fucales; pero las características bioquímicas, entre ellas el conjunto de los pigmentos, van en apoyo de un origen común para las fucales dentro de la misma división, probablemente separado a partir de una fase muy inicial de su evolución. Algunos creen que las fucales no pertenecen propiamente a los feófitos. Una proposición más realista puede consistir en colocar a las fucales en una clase independiente dentro de la división feófitos y, como se ha sugerido ya en otras ocasiones, incluir todos los demás órdenes dentro de las feofíceas.

BIBLIOGRAFIA

- Fritsch, P. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*, Vol. 2, Cambridge: Cambridge University Press (1945). Págs. 17-295.
- Papenfuss, G. F., "Phaeophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*, Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 117-158.
- Seigel, R. E., "The Role of Plants in Relation to Animals in the Marine Environment". En *The Twentieth Annual Ecology Colloquium, Marine Biology*, Corvallis: Oregon State College (1959). Págs. 9-29.
- Seitchell, W. A., y Gardner, S. L., "The Marine Algae of the Pacific Coast of North America, III. Melanophyceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 5: 183-208 (1925).
- Smith, G. M., *Marine Algae of the Monterey Peninsula, California*, Palo Alto, Calif.: Stanford University Press (1944). Págs. 17-157.
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed., Vol. 1: *Algae and Fungi*, Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1953). Págs. 217-274.
- Taylor, W. R., *Marine Algae of the Northeastern Coast of North America*, 2.^a ed., Ann Arbor: University of Michigan Press (1957).

DIVISIÓN RODÓFITOS

La división de los rodófitos (*algas rojas*) es un grupo de algas extremadamente amplio y diverso, que comprende más de 400 géneros y aproximadamente 4000 especies. En general, este grupo se considera como una clase, la de las rodofíceas, que comprende dos subclases, las bangiofíceas y las floridofíceas. Cada una de estas subclases comprende diversos órdenes. Algunos de los órdenes pertenecientes a esta clase son poco conocidos, y es posible que haya que subdividirlos cuando los géneros que comprenden actualmente sean estudiados con mayor profundidad.

En las algas rojas no se encuentran nunca células flageladas. Aunque la planta vegetativa es relativamente sencilla, la mayor parte de estas algas presentan un sistema reproductor complicado. Esto es especialmente cierto para el sistema reproductor femenino, los procesos que siguen a la fecundación y la embriogenia. Las características relativas al sistema reproductor femenino proporcionan la base fundamental para distinguir los órdenes de las floridofíceas. Las algas rojas en conjunto se distinguen por poseer reproducción sexual oógama. Los gametos femeninos, inmóviles, fijos sobre el gametófito haploide, son fertilizados *in situ* por gametos masculinos no nadadores transportados por las corrientes de agua. Se producen también diversos tipos de esporas, algunas de ellas como resultado de la mitosis y otras después de la meiosis. Las diversas especies pueden producir estructuras reproductoras masculinas y femeninas en el mismo talo; o bien estas estructuras pueden aparecer en talos separados, con plantas masculinas y femeninas imposibles de distinguir entre sí desde el punto de vista vegetativo. La mayor parte de los géneros poseen una alternancia de generaciones de vida libre y,

además, existe en general una generación diploide claramente distinta tanto morfológica como citológicamente, que básicamente es de vida parásita, y se mantiene fija sobre el gametófito femenino haploide.

La complejidad del sistema reproductor y la variedad de los ciclos vitales han exigido la creación de una terminología especializada. El anterior se denomina espermatangio y los gametos masculinos no nadadores se denominan espermacios. El oogonio, denominado carpogonio, suele presentar una parte receptora filamentosa, alargada y emergente llamada tricógina. El carpogonio puede estar situado en el extremo de un filamento especial, la ramita carpogonial.

El núcleo masculino del espermacio penetra en la tricógina y desciende por ella hasta la base ensanchada del carpogonio, en donde se fusiona con el núcleo femenino, efectuando la fecundación. El citoplasma del carpogonio no se diferencia en un gameto femenino bien visible, y tampoco el citoplasma del carpogonio fecundado forma un cigoto bien diferenciado. A continuación, el núcleo del cigoto interviene en un cierto número de fenómenos.

La división del núcleo del cigoto produce directa o indirectamente un carposporangio que origina carposporas. Si la división es meiótica, dichas carposporas son haploides, y, si la división es mitótica, son diploides. Los carposporangios pueden aparecer sobre filamentos denominados filamentos gonimoblasticos y producen carposporas haploides o diploides. Los filamentos gonimoblasticos, entre los cuales se encuentran los carposporangios, constituyen el carposporófito, que se denomina también gonimoblasto.

Entre los representantes más sencillos de las floridofíceas, los filamentos de gonimoblasto aparecen directamente a partir del carpogonio fecundado, o a partir de una célula muy próxima, a la cual ha sido transferido el núcleo diploide. En los representantes más especializados, el núcleo diploide es transferido, generalmente a través de un filamento conectivo, a una o más células especializadas denominadas células auxiliares, que con frecuencia se encuentran lejos del carpogonio. Es a partir de estas células auxiliares de donde salen los filamentos del gonimoblasto.

Las carposporas que se forman sobre los carposporangios haploides dan por regla general origen a las generaciones gametofíticas de forma directa. Las carposporas, que se originan en carposporangios diploides, originan generalmente una generación esporofítica de vida libre, el te-

traspófito. En general, el tetrasporófito es morfológicamente parecido a los gametófitos de vida libre y es en esta fase diploide cuando tiene lugar la meiosis. El meiosporangio de las floridofíceas se denomina tetrasporangio, y cada uno de ellos produce cuatro tetrásporas. A continuación, las tetrásporas originan, previa germinación, gametófitos de vida libre.

ESTRUCTURA CELULAR

La pared celular de las algas rojas está típicamente diferenciada en una capa celulósica interna y una capa péctica externa. También pueden encontrarse en la pared celular y en los espacios intercelulares de muchas de las algas rojas más especializadas un cierto número de sustancias coloidales complejas como el agar y la carrageenina. Estos compuestos complejos son en realidad mezclas de polisacáridos sulfurados. En ciertos géneros, como en las algas coralinas, se produce una fuerte calcificación de la parte externa de la pared celular, que queda principalmente constituida por carbonato cálcico, aunque también contiene carbonato magnésico. En algunos géneros coralinos, la totalidad del talo se encuentra incrustado de caliza (formas incrustantes, como *Lithothamnium*). En otros géneros, algunas zonas de la planta se mantienen sin calcificar (formas articuladas, fig. 12-1).

En las especies más sencillas, las células suelen ser uninucleadas. En las formas más evolucionadas suelen ser plurinucleadas, excepto en las células jóvenes o en las reproductoras. En algunos casos, las grandes células de las algas rojas pueden contener centenares de núcleos; estos núcleos poseen una membrana nuclear bien definida y un nucléolo. Se encuentran también cloroplastos centrales (axiales) o periféricos (parietales). En las especies más sencillas puede haber un cloroplasto único, con o sin estructuras del tipo de los pirenoides. En general, las especies más complicadas poseen numerosos cloroplastos pequeños y discoidales en cada célula, aunque también pueden encontrarse cloroplastos irregulares o acintados. En las micrografías electrónicas, el cloroplasto aparece con una estructura parecida a la de las otras algas, con una membrana doble, pequeños gránulos densos y gránulos lipídicos mayores. Sin embargo, las rodofíceas examinadas presentan solamente pares de laminillas simples, no apiladas en montones (fig. 12-2). Esto puede corresponder a una característica primitiva que podría

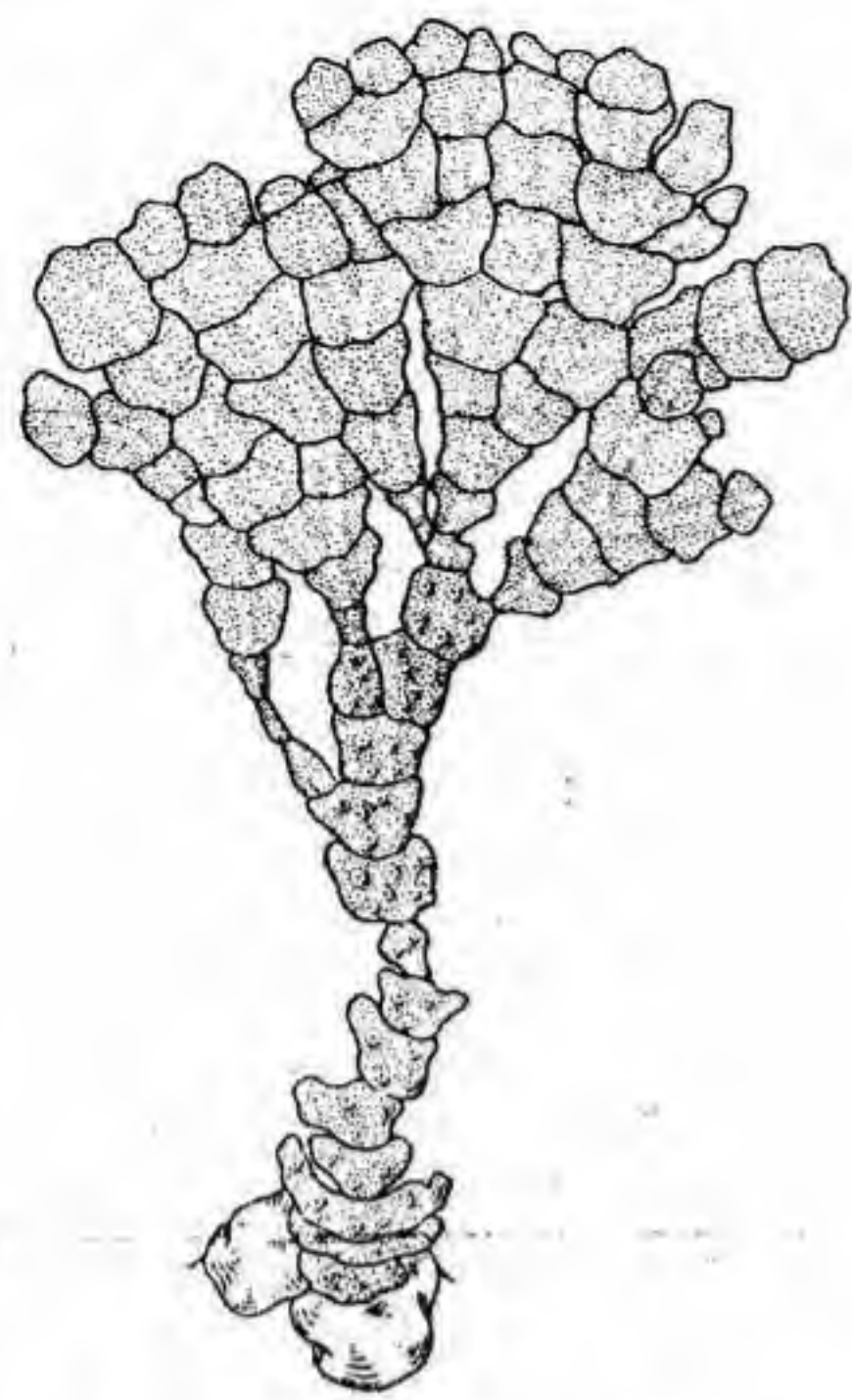


FIGURA 12-1 *Bossiella*, un alga coralina articulada perteneciente a las floridofícidas, x 1.

relacionarnos las cianofíceas con las rodofíceas, puesto que las primeras presentan las laminillas esencialmente en la parte de la célula correspondiente al cromoplasma (véanse figs. 8-2, 3 A, B).

Las algas rojas deben su color característico a la presencia de pigmentos ficobilínicos accesorios. Son éstos, en general, la *r*-ficoeritrina, que es roja, y la *r*-ficocianina, que es azul. Algunas algas rojas contienen *b*-ficoeritrina, aloficocianina y *c*-ficocianina. Las ficobilinas son muy parecidas, aunque no químicamente idénticas, a las ficobilinas de las cianofíceas y de las criptofíceas. Se encuentran también algunos pigmentos carotenoides accesorios. Entre ellos cabe señalar dos carotenos, el α -caroteno y el β -caroteno; y las xantofilas luteína, zeaxantina y, posiblemente, también taraxantina. Entre los pigmentos verdes tenemos la clorofila *a*, universal, y, probablemente, también otra hallada solamente en unas pocas algas rojas, la clorofila *d*, que puede ser un derivado de la clorofila *a* o un producto artificial debido a las técnicas de extracción. En general, los pigmentos verdes están enmascarados por los pigmentos accesorios. Sin embargo, según sean las condiciones del medio, las algas rojas presentan una variedad de tonos que va desde el verde, pasando por el rojo y el pardo, rojo brillante, azul a rojo púrpura e incluso negro. Estas diver-

sas tonalidades dependen de las cantidades relativas de los distintos pigmentos en ellas contenidos.

Las reservas alimenticias se encuentran almacenadas en forma de un polisacárido, denominado generalmente almidón de florídeas. Este almidón es, en lo esencial, idéntico al almidón ramificado, o amilopectina, fracción de los almidones que se encuentran en las algas verdes y en las demás plantas, pero, cuando se ensaya la presencia de almidón de florídeas con solución de yodo-yoduro potásico, se obtiene una reacción coloreada ligeramente distinta. Probablemente se encuentran también otras reservas glucídicas. Según parece, basándose en la técnica de la difracción de rayos X, no es posible distinguir el almidón de algunas especies de algas rojas del almidón de las patatas. Otras sustancias de reserva de bajo peso molecular son diversos sacáridos como la trehalosa, floridósido, ácido manoglicérico y sacarosa. En algunas especies abundan ciertos polialcoholes. Entre los lípidos almacenados se encuentran el colesterol, citosterol y fucosterol. Puede haber alguna relación entre el medio ambiente y su contenido en esteroides.

La mayoría de las algas rojas son autotróficas. Un cierto número de ellas vive en forma epifítica o endofítica; algunas de estas últimas presentan un color muy pálido, o completamente incoloro, y se supone que su nutrición se realiza, en parte, a expensas de su hospedante.

Debido a que la morfología, reproducción y alternancia de generaciones de las dos subclases de los rodófitos son tan distintas, vamos a estudiarlas por separado.

SUBCLASE BANGIOFICIDAS

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Las bangiofícidas constituyen una pequeña subclase con 70 o más especies comprendidas en 20 géneros. Son las algas rojas más sencillas, tanto desde el punto de vista reproductivo como desde el vegetativo. La mayoría de ellas son marinas y viven sobre las rocas o como epifitos.

El tipo de talo más sencillo es el unicelular (fig. 12-3 A). Un cierto número de géneros son filamentosos. Estos pueden ser erectos, uniseriados y no ramificados (fig. 12-3 C), ramificados



FIGURA 12-2 A Ultraestructura de una célula completa de *Porphyridium*, x 25 000. *cl*, cloroplasto; *d*, dictiosoma; *m*, mitocondrio; *pi*, pirenoide. (Fotografía cedida por A. D. Greenwood.)

(fig. 12-3 D) o postrados y monostromáticos (fig. 12-3 H). En otras, pueden producirse unas pocas divisiones regulares en ramas erectas simples, esbozando la aparición de un parénquima (fig. 12-3 F). El crecimiento más complejo alcanzado por este grupo corresponde al tipo foliáceo (fig. 12-4 A, D). En él las células se dividen según dos planos para formar un cuerpo monostromático (fig. 12-4 A, C),

o según tres para formar un talo distromático (fig. 12-4 D, E). En la figura 12-5, se ilustran esquemáticamente las líneas según las cuales estos diversos tipos pueden haber evolucionado.

El talo puede estar fijo mediante una simple célula fijadora (fig. 12-3 D), mediante unos pocos filamentos rizoidales pluricelulares basales (fig. 12-3 E) o mediante filamentos rizoidales origina-

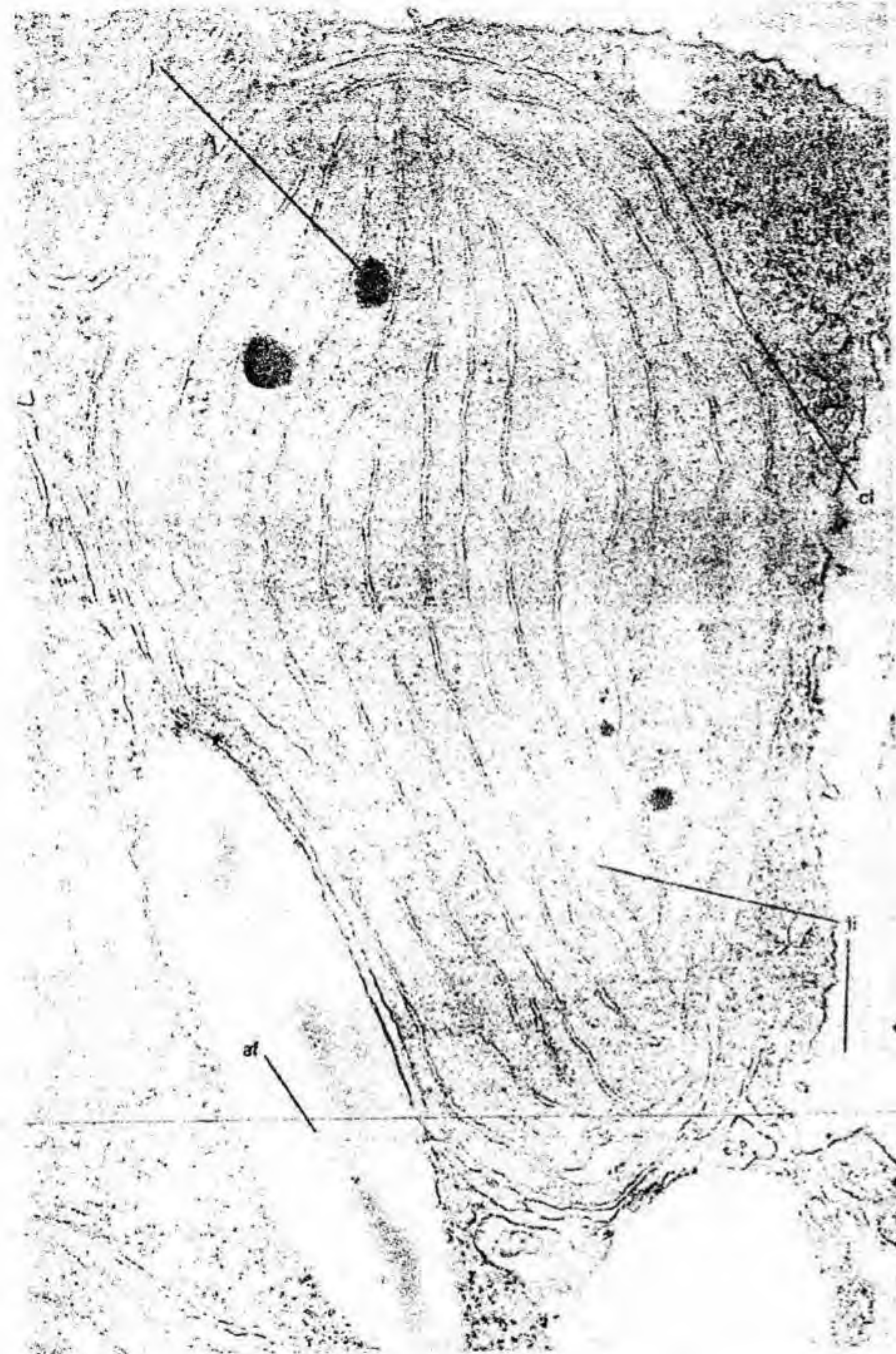


FIGURA 12-2 B Ultraestructura del cloroplasto de una célula cortical de *Ceramium*, x 53 000. Obsérvese cómo las sencillas láminas internas (li) están formadas por un solo par de membranas y no presentan la pluriestratificación compleja típica de los cloroplastos de otras algas (véanse figs. 10-2 D, 11-4 D, 15-2 C); compárese también la ultraestructura del cloroplasto con las laminillas fotosintéticas de los cianófitos (figs. 8-2, 3 A, B). Las grandes zonas traslúcidas existentes fuera del cloroplasto (cl) corresponden a gránulos de almidón de florídeas (af). l, glóbulo lipóide. (Fotografía cedida por A. D. Greenwood.)

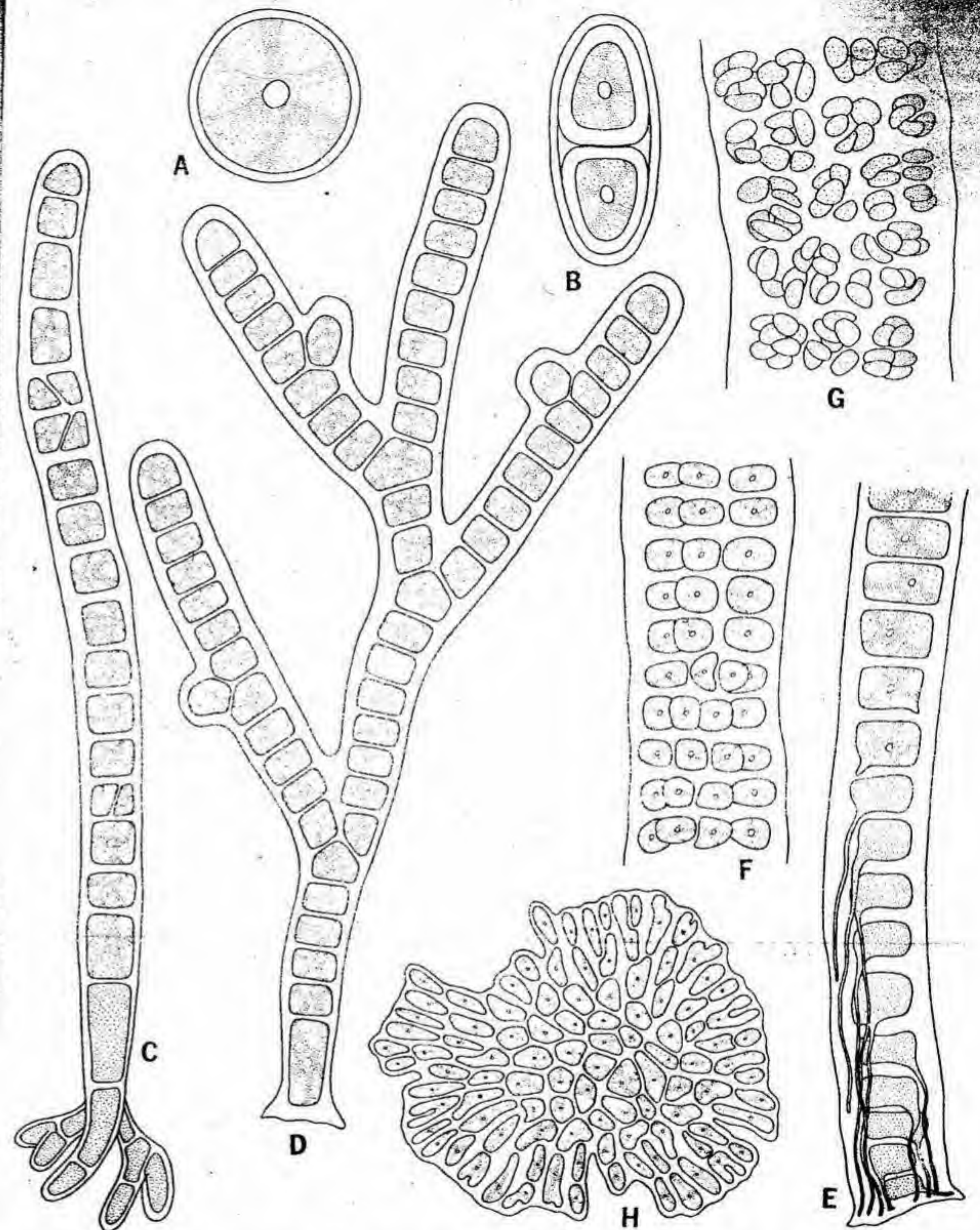


FIGURA 12-3 Diversidad morfológica de las bangiofícidas: A, B, formas unicelulares (A, *Porphyridium*, x 2500; B, *Chroothoece*, después de la división, x 1200); C, D, formas filamentosas ramificadas y no ramificadas (C, *Erythrotrichia*, x 825; D, *Goniotrichum*, x 800); E-H, tipos parenquimáticos (E-G, *Bangia*: E, región basal del talo, con células rizoidales, x 500; F, parte vegetativa distal de la región parenquimática del talo, x 500; G, porción fértil del talo, x 500; H, *Erythrocladia*, vista desde arriba, x 1000.)

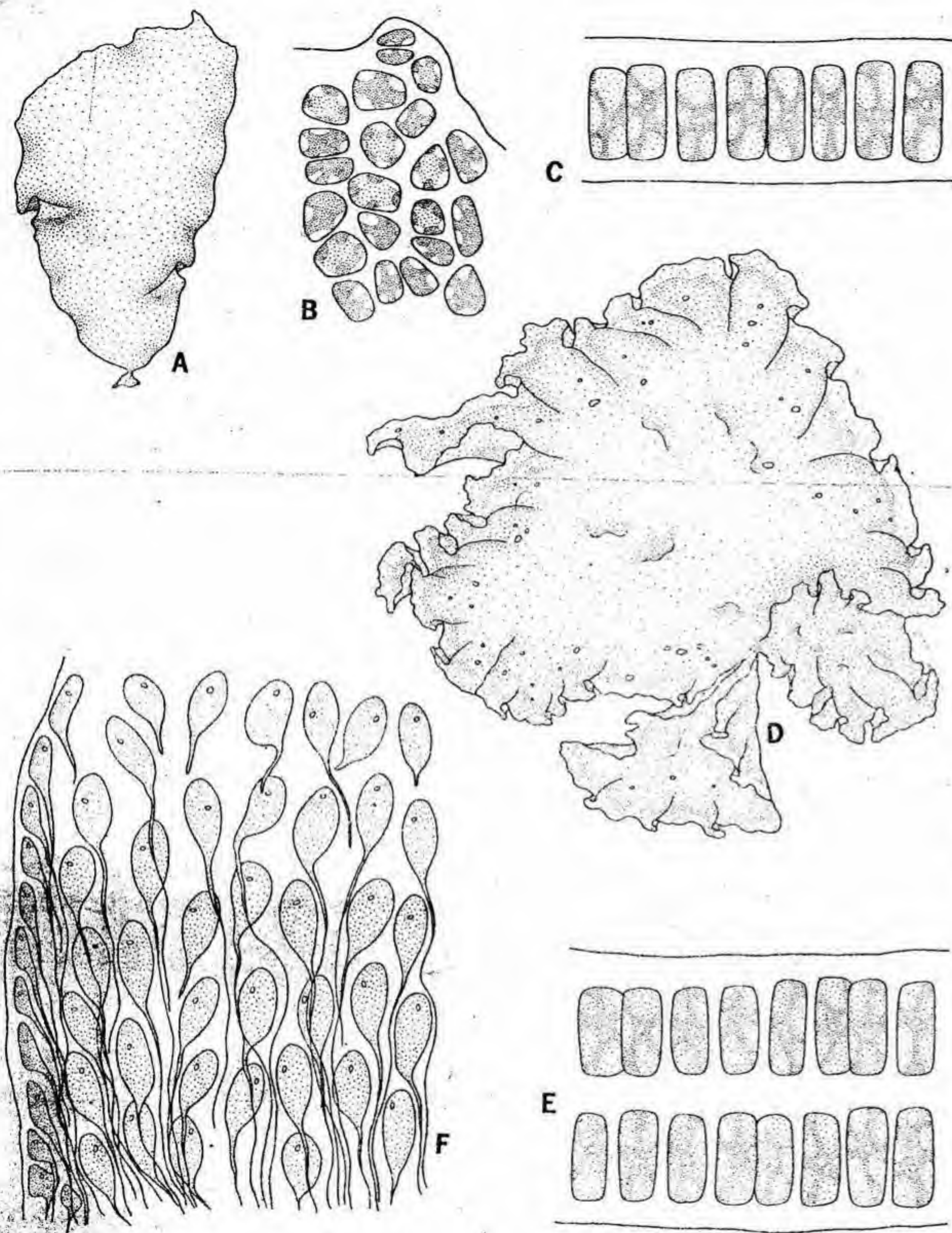


FIGURA 12-4. Diversidad morfológica de las bangiofícidas parenquimáticas (*Porphyra*). A, C, especies monostromáticas: A, aspecto general, x 1,5; B, aspecto superficial de las células, x 500; C, corte transversal de una parte del talo, x 500. D, E, especies distromáticas: D, aspecto general, x 0,5; E, corte transversal de una parte del talo, x 500. F, porción de la región basal de fijación del talo, en corte longitudinal, mostrando células rizoidales, x 500.

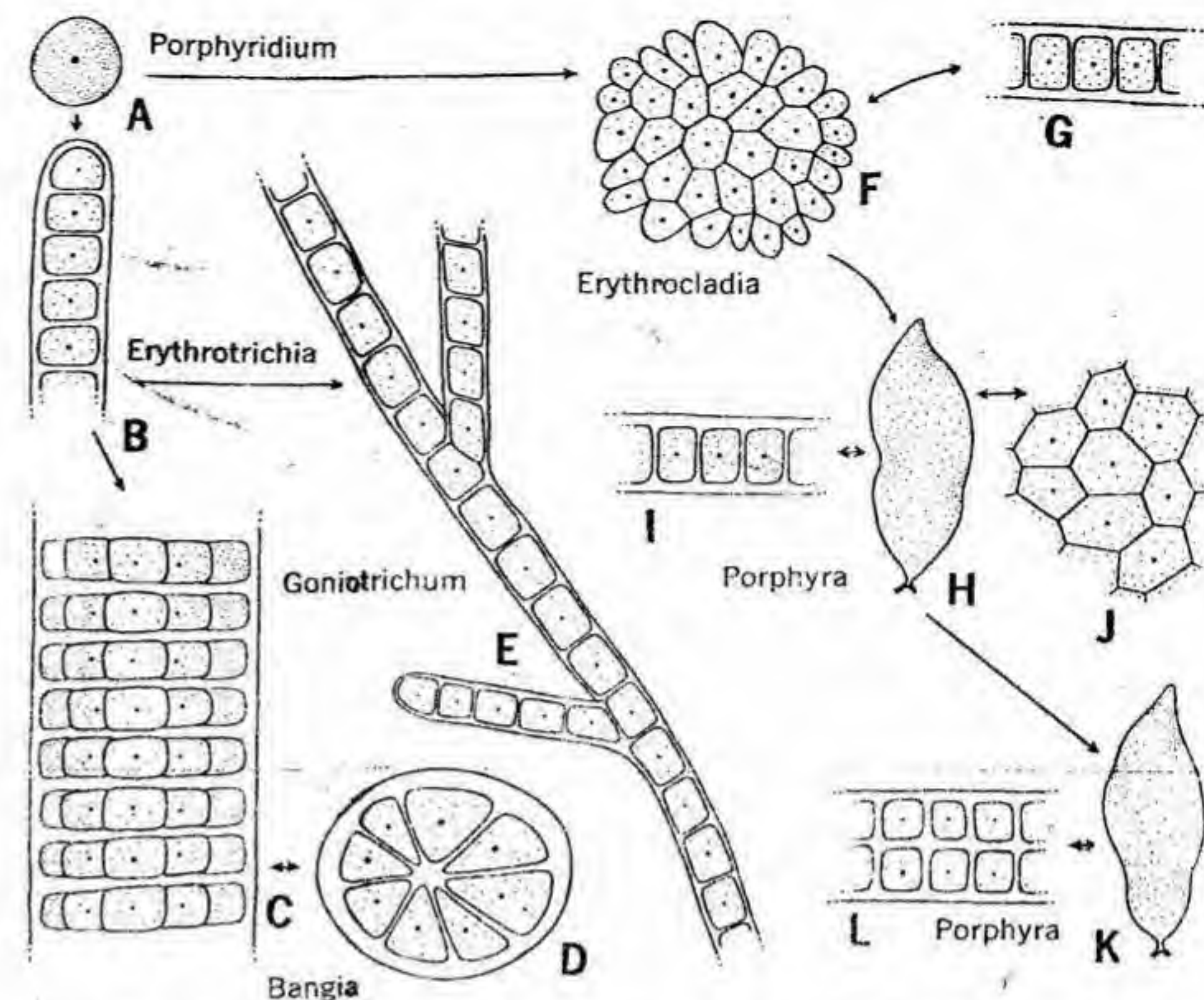


FIGURA 12-5. Posible evolución de los tipos de crecimiento de las bangiofícidas, desde el tipo unicelular (A) al filamentos (B, E) o al parenquimático (C, D, F-K).

dos a partir de un cierto número de células existentes en la base del talo (fig. 12-3 E). Estos filamentos fijan el talo al sustrato. Puede haber una producción muy importante de procesos rizoidales no septados, agregados entre sí para formar una maciza estructura de fijación (fig. 12-4 F).

CICLOS VITALES Y REPRODUCCION

La reproducción vegetativa por fragmentación es frecuente. También se forman diversos tipos de esporas. Cuando la espora formada es única, producida por simple metamorfosis de una célula vegetativa, se la denomina monospora y la célula que la ha formado monosporangio.

En las formas más sencillas no se conoce la reproducción sexual, aunque está bien establecida en otros géneros. En general, las especies producen plantas masculinas y femeninas separadas que, por su aparato vegetativo, no pueden distinguirse entre sí.

En las bangiofícidas, cada espermatangio se divide por mitosis, produciendo un cierto número

de espermacios y cada carposporangio se divide mitóticamente y origina un cierto número de carpósporas. La producción de muchos espermacios y carpósporas por célula distingue esta subclase de la clase de las floridofícidas.

En las bangiofícidas, las estructuras reproductoras son relativamente sencillas y están bien ejemplarizadas en las especies del género *Porphyra* (fig. 12-6 D, G). Tanto el carpogonio como el espermatangio son células vegetativas que han sufrido una metamorfosis sencilla. Cada célula del talo, excepto las células rizoidales de fijación, es capaz de transformarse en un gametangio; sin embargo, algunas de ellas se mantienen en estado vegetativo. En el espermatangio, y mediante divisiones mitóticas, se forma un gran número (16, 32, 64, 128, según la especie) de espermacios casi incoloros (fig. 12-6 D). Las plantas productoras de espermacios adquieren un aspecto blanquecino junto al margen, que es por donde el talo empieza a hacerse fértil. El gametangio femenino —el carpogonio— sufre una ligera modificación para formar una tricógina rudimentaria que es poco más que una papila receptora de la célula (fig. 12-6 G); el carpogonio es uninucleado. Cuando un espermacio establece contacto con la tricógina,

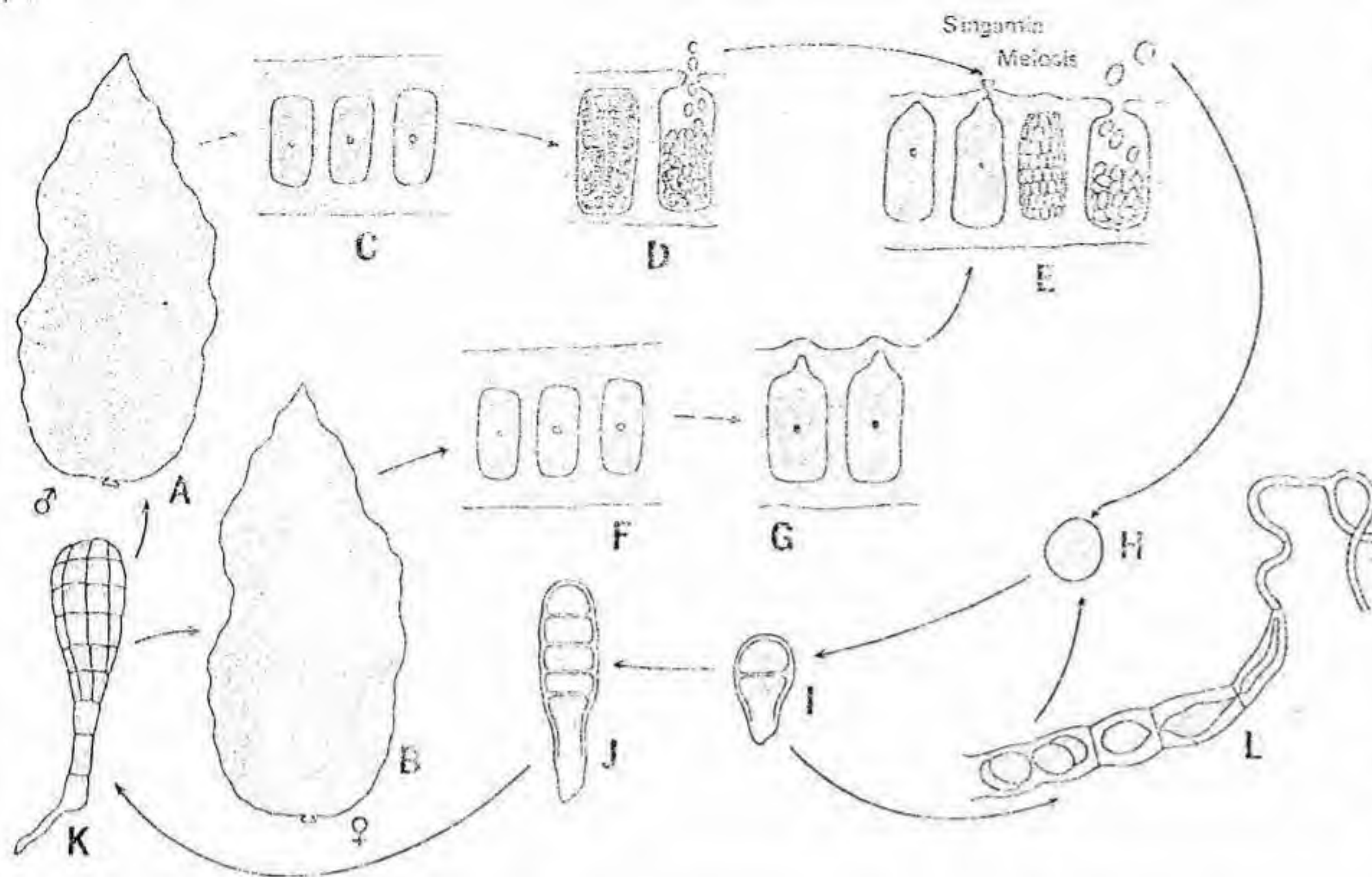


FIGURA 12-6 Ciclo vital de *Porphyra* (en una especie monostromática): A, gametofito masculino, con el margen fértil; B, gametofito femenino, con el margen fértil; C, F, células vegetativas del gametofito; D, formación y liberación de espermacios a partir de los espermatogonios; G, desarrollo del carpogonio; E, fecundación de la izquierda y formación de carpósporas a la derecha a partir del cigoto, en el gametofito femenino; H, K germinación de la carpóspora para formar un esporófito; L, fase filamentosamente ramificada de la carpóspora germinada (con producción de monósporas). (Para más detalles y tamaño relativo de cada estructura, véase fig. 12-4.)

su núcleo penetra en el citoplasma del carpogonio, fusionándose con el núcleo femenino (fig. 12-6 E). Se cree que, inmediatamente después de la fusión, el núcleo del cigoto sufre la meiosis, seguida en algunos casos por un cierto número de divisiones mitóticas. A continuación, el citoplasma se escinde en fragmentos para formar un cierto número de carpósporas haploides y uninucleadas (fig. 12-6 E). La cantidad de estas estructuras producida varía según las especies (4, 8, 16, 32 ó 64). Al parecer, la mayor parte de los carpogonios son fecundados y dan origen a carpósporangios.

Las carpósporas pueden germinar y crecer directamente originando nuevos gametofitos pluricelulares y foliáceos (fig. 12-6 H-K, A, B). Sin embargo, es indudable que pueden aparecer otras generaciones. Estas se muestran relacionadas con las condiciones del medio en el momento de la producción de la carpóspora y no las presentan todas las especies. En condiciones óptimas, las carpósporas pueden desarrollarse directamente

para originar una planta foliácea madura. Sin embargo, cuando las condiciones no son óptimas, pueden aparecer diversos tipos de desarrollo. Las carpósporas pueden germinar y empezar a crecer, originando una planta foliácea; pero en lugar de continuar hasta la madurez, el desarrollo del talo foliáceo puede quedar detenido en una fase de planta diminuta aunque pluricelular. Cada célula de esta planta, excepto las células rizoidales, puede redondearse y liberar una monóspora, que se comporta exactamente del mismo modo que una carpóspora. En otras condiciones puede realizarse un segundo tipo de desarrollo. La carpóspora puede germinar, transformándose en una fase filamentosamente ramificada, que al llegar a la madurez produce unas células más o menos hinchadas. Estas células funcionan como monosporangios, cada uno de los cuales produce una monóspora única que, por su función, es también potencialmente parecida a una carpóspora. Esta fase filamentosamente ramificada origina manchas rojizas sobre las conchas de los moluscos muertos, y alguno de estos

filamentos llega a penetrar en el interior de la concha (fig. 12-6 L).

Según los datos de que se dispone, las fases alternantes no son citológicamente distintas; se cree que la meiosis tiene lugar inmediatamente después de la singamia. El tipo de desarrollo de la carpóspora es, según parece, suficientemente plástico como para permitir (hasta cierto punto) la reproducción vegetativa cuando las condiciones están alejadas del óptimo. Las fases filamentosas de *Porphyra* eran conocidas desde tiempo atrás como un género separado, *Conchovelis*, antes de que pudiera reconocerse su relación. En el género *Bangia* se han encontrado también unas características de reproducción y de ciclo vital análogas en lo esencial.

SUBCLASE FLORIDOFICIDAS

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Las floridoficidas constituyen una gran subclase que comprende más de 3500 especies repartidas en unos 375 géneros. En su mayoría son marinas, pero unos pocos géneros, con unas 200 especies, se encuentran en hábitats dulcesacuosos. Crecen sobre rocas o en otros sustratos sólidos. Las floridoficidas son también simples en su aspecto vegetativo, aunque, hasta cierto punto, más complejas que las bangioficidas.

Las floridoficidas presentan plasmodesmos primarios entre las células adyacentes, a diferencia de las bangioficidas, en las cuales los plasmodesmos primarios son raros. Estos plasmodesmos se producen debido a un crecimiento incompleto de la pared transversal entre dos células hijas (fig. 12-7 A-C). En los talos más complejos pueden establecerse plasmodesmos secundarios entre células adyacentes del mismo filamento o entre células de filamentos adyacentes (fig. 12-7 D-H), o en géneros parásitos, entre las células del parásito y las del hospedante (fig. 12-8). La formación de plasmodesmos secundarios es compleja. Cuando un núcleo de una de las células (uninucleada o plurinucleada) se divide, uno de los núcleos fijos emigra a la periferia de la célula en donde se forma una protuberancia en la pared celular, al interior de la cual emigra el núcleo hijo. A medida que esta protuberancia se alarga, establece una conexión con una segunda célula al interior de la cual pasa el núcleo hijo. Esta conexión, conocida

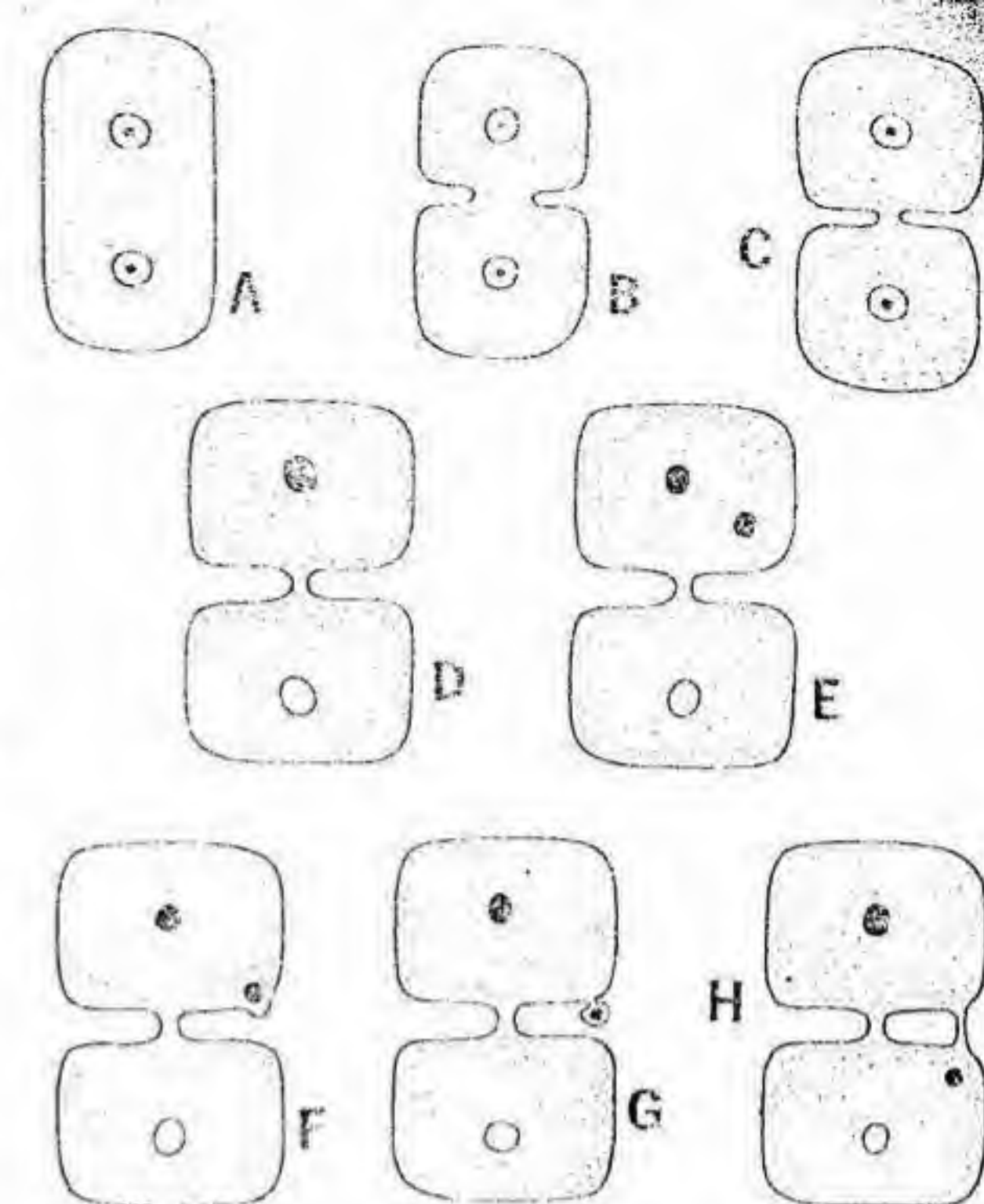


FIGURA 12-7 Formación de plasmodesmos en las floridoficidas: A-C, formación de un plasmodesmo primario; D-H, formación de un plasmodesmo secundario.

como plasmodesmo secundario, es permanente. La función de los plasmodesmos no ha sido establecida con claridad. Probablemente representa un sistema de transporte de alimentos de una célula a otra. Aunque los plasmodesmos primarios y secundarios difieren entre sí por su modo de formarse, sus características una vez formados son esencialmente iguales. Sin embargo, la naturaleza exacta de los plasmodesmos parece variar de una especie a otra. En algunos casos parece existir una conexión citoplasmática directa, mientras que en otros ésta es menos clara. Las micrografías electrónicas han puesto de manifiesto que algunos plasmodesmos son conductos protoplasmáticos con espesamientos en las paredes terminales. Otros plasmodesmos son un agregado de finos filamentos protoplasmáticos que atraviesan las microfibrillas continuas pero laxas de la pared celular. Tanto el primero como este segundo tipo pueden encontrarse en los plasmodesmos primarios y en los secundarios.

En esta subclase no se conocen representantes unicelulares. Las especies más sencillas son uniseriadas y ramificadas (fig. 12-9 A, B). Las especies más complicadas son básicamente

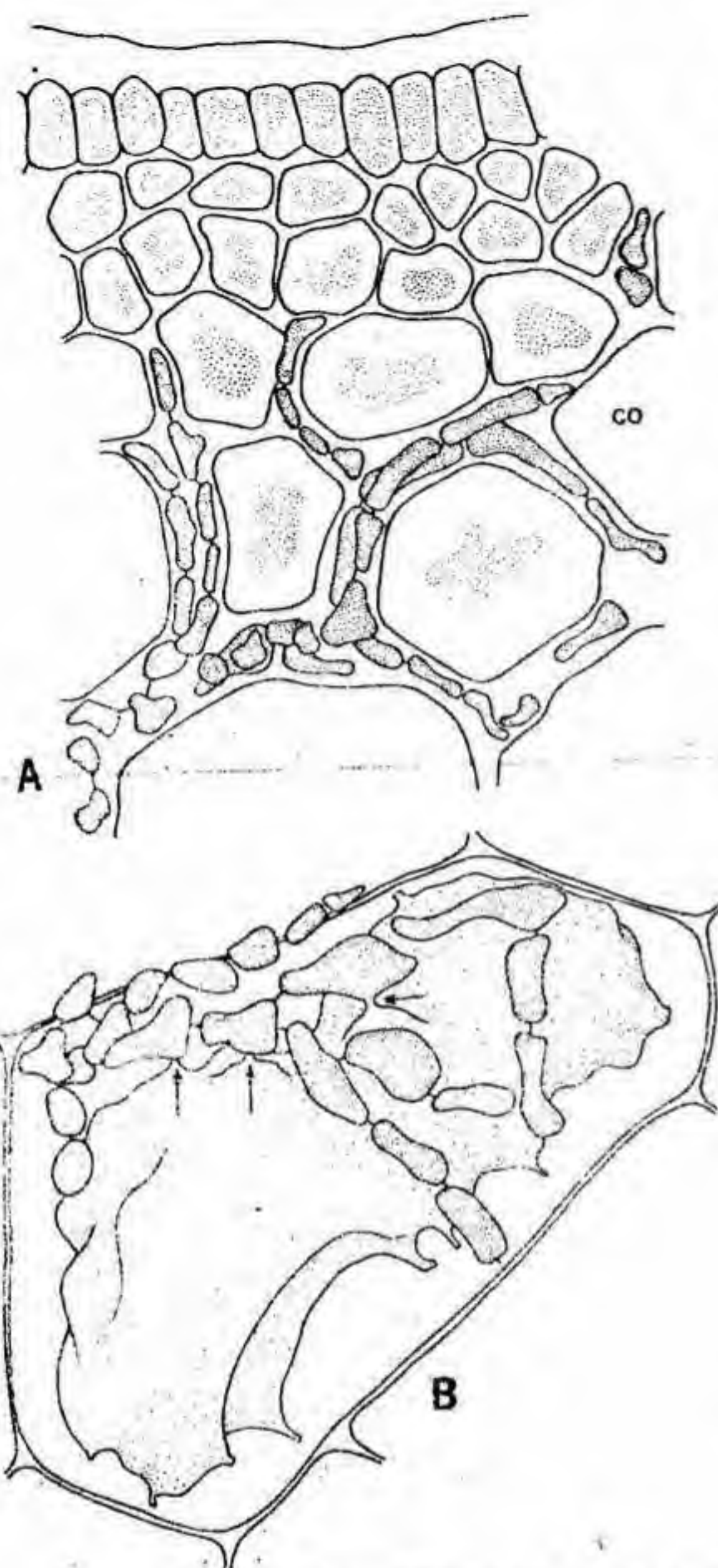


FIGURA 12-8 Floridoficidas parásitas: A, tejido cortical (co) de *Odonthalia*, mostrando filamentos intercelulares de *Harveyella mirabilis*, x 250; B, célula medular de *Odonthalia*, mostrando filamentos intracelulares de *Harveyella* (las flechas indican la situación de plasmodesmos entre las células del hospedante y las del parásito) x 350.

filamentosas, pero las ramificaciones están fusionadas lateralmente en grado variable hasta llegar a originar un talo pseudoparenquimático (fig. 12-10 A-D). Existe poca diferenciación en tejidos, aunque con frecuencia la agregación de filamentos origina un córtex compacto constituido por células pequeñas y una medula que puede ser laxa y filamentosas (figs. 12-10 A-D, 11 A-E) o forma-

da por grandes células (fig. 12-12 A, B). El crecimiento de cada una de las ramas filamentosas se realiza por la acción de una célula apical única. En muy pocos casos (subfamilia nitofileas) se producen divisiones celulares intercalares, lo cual produce un cierto tipo de crecimiento marginal.

Las formas pseudoparenquimáticas y laxamente ramificadas pueden tener un crecimiento uniaxial o multiaxial. En las primeras, el eje principal está formado por una fila única de grandes células (fig. 12-9 D). En los tipos multiaxiales, el eje principal está constituido por un cierto número de filamentos paralelos o casi paralelos (figs. 12-10 B, 11 B). Las posibles líneas de evolución de los tipos uniaxial y multiaxial están ilustradas esquemáticamente en las figuras 12-13 y 12-14.

Teniendo en cuenta el crecimiento vegetativo relativamente simple que encontramos en las floridoficidas, la enorme variedad que podemos observar en la morfología externa es muy notable. La gran variación en la simetría y en el tipo de ramificación que presenta este grupo rivalizan en complejidad con la que encontramos en las plantas fanerógamas. Pueden variar desde plantas microscópicas filamentosas hasta grandes plantas profusamente ramificadas o foliáceas, de hasta 4 m de longitud.

CICLOS VITALES Y REPRODUCCION

La parte basal de algunos de los talos más complejos presenta con frecuencia y de forma perenne ciertos tipos de reproducción vegetativa. Las ramas erectas mueren y se separan de la base, y más tarde aparecen nuevas ramas sobre una región basal indiferenciada. Se producen diversos tipos de esporas, especialmente en algunas de las especies más sencillas. Al igual que en las bangioficidas, pueden formarse monósporas (fig. 12-9 J), o bien esporangios altamente diferenciados pueden dividirse para producir un cierto número de mitósporas denominadas con frecuencia polísporas. Estas esporas vegetativas germinan, originando así nuevos talos iguales a los que las habían producido.

La reproducción sexual en las floridoficidas es bien conocida y presenta normalmente una alternancia de generaciones de vida libre. Cuando se encuentra un tetrásporófito de vida libre, no suele ser posible distinguirlo, desde el punto de vista vegetativo, de los gametófitos. A diferencia de las bangioficidas, cada espermatangio origina

un solo espermacio. De modo parecido, en las floridoficidas, cada carposporangio origina una sola carpóspora.

El aparato sexual femenino y los fenómenos de fecundación son, en las floridoficidas, extremadamente complejos y variados. Es imposible resumir a este respecto la característica variación que se encuentra en esta subclase. A resultados de tales complejidades existe un cúmulo de terminología especializada. Los datos citológicos sobre las fases que alternan en el ciclo vital de las algas rojas son aún más escasos de lo que sería de desear para justificar que se establezcan generalizaciones. La existencia de una determinación genotípica del sexo ha sido puesta de manifiesto en unas pocas floridoficidas; este fenómeno se verifica mediante la producción por meiosis, y a partir de un solo tetrásporangio, de cuatro tetrásporas, dos de las cuales producirán gametófitos masculinos y las otras dos gametófitos femeninos. Sin embargo, existen casos anómalos en los que las estructuras masculina, femenina y tetrásporógena se han encontrado en el mismo talo. Este caso no ha sido aclarado todavía desde el punto de vista citológico.

En las especies más sencillas, el ciclo vital es parecido al de algunas bangioficidas. Por ejemplo, en *Nemalion* (figs. 12-10 A, B, 15) el gametófito es la generación delofítica (puesto que la única célula diploide corresponde al cigoto, que además nunca llega a quedar libre). La primera división del núcleo del cigoto es meiótica. Sobre la superficie de los espermatangios que aparecen en el ápice de las ramificaciones filamentosas se producen espermacios incoloros (fig. 12-9 H, 15 C, E). Los carpogonios, que quedan también expuestos en el ápice de las ramificaciones filamentosas, poseen una tricógina diminuta y bien diferenciada (figs. 12-9 F, G, 15 D, F, G). El espermacio se fija sobre la tricógina, y el núcleo pasa hasta la parte basal dilatada del carpogonio, en donde fusiona con el núcleo femenino (fig. 12-15 F, G). Después de la meiosis del cigoto, los núcleos fijos se separan constituyendo células, que se dividen repetidamente hasta formar cadenas. Son éstas las que constituyen los filamentos gonimoblásticos, o carposporófito, que son por lo común células haploides (figs. 12-9 I, 15 J, K). El carposporófito queda en contacto con el medio y sus células terminales maduran para originar directamente carposporangios, cada uno de los cuales produce una sola carpóspora haploide (fig. 12-15 L, M). Las carpósporas germinan y se desarrollan dando gametófitos de vida libre. En

otros representantes de este grupo sencillo, el de las nemalionales, el núcleo del cigoto es transferido a una célula situada bajo el carpogonio y es de ésta de la que partirán los filamentos gonimoblásticos.

Asimismo, unos pocos miembros de este sencillo grupo presentan un ciclo vital más complejo. Por ejemplo, en *Bonnemaisonia*, los gametófitos de vida libre son plantas relativamente grandes (fig. 12-16 A, B), relativamente más complejos desde el punto de vista vegetativo, pero con una reproducción sexual parecida a la de *Nemalion*. Sin embargo, en *Bonnemaisonia* la meiosis no se realiza, al parecer, inmediatamente después de la singamia, por lo cual los filamentos gonimoblásticos son células diploides. El carposporófito diploide no expuesto al exterior que produce carpósporas diploides queda rodeado por una estructura en forma de urna, el pericarpo (fig. 12-16 D). Este está formado por células gametofíticas femeninas que envuelven el carposporófito en desarrollo hasta formar una cobertura filamentosa protectora. Las carpósporas diploides crecen, dando lugar a una generación filamentos diminuta y de vida libre, de aspecto tan notablemente distinto, que se conoció durante largo tiempo como un género distinto, *Trailiella* (fig. 12-16 E). La fase *Trailiella* produce tetrásporangios, y se cree que la meiosis tiene lugar en ella durante la producción de tetrásporas. Cada tetráspora, una vez en libertad, germina y origina una planta típica de *Bonnemaisonia*.

Este tipo de ciclo vital, el que se encuentra con más frecuencia entre las floridoficidas, presenta generaciones de vida libre productoras de gametos (masculinos y femeninos) que alternan con una generación de vida libre productora de tetrásporas, y un diminuto carposporófito diploide intermedio que permanece *in situ* sobre el gametófito femenino. Sin embargo, en la mayoría de los casos, el tetrásporófito diploide es morfológicamente idéntico a los gametófitos haploides y no es distinto desde el punto de vista vegetativo, como ocurría en la fase *Trailiella* de *Bonnemaisonia*. El tipo de ciclo vital más frecuente en la mayor parte de las floridoficidas se aproxima a una alternancia de generaciones isomórficas (fig. 12-17), excepto por lo que se refiere a la introducción de una generación diploide suplementaria, el carposporófito. Esta segunda generación diploide aparece evidentemente como resultado del desplazamiento en el tiempo y en la localización de la meiosis. En unas pocas especies nos encontramos con que una u otra de estas fases se

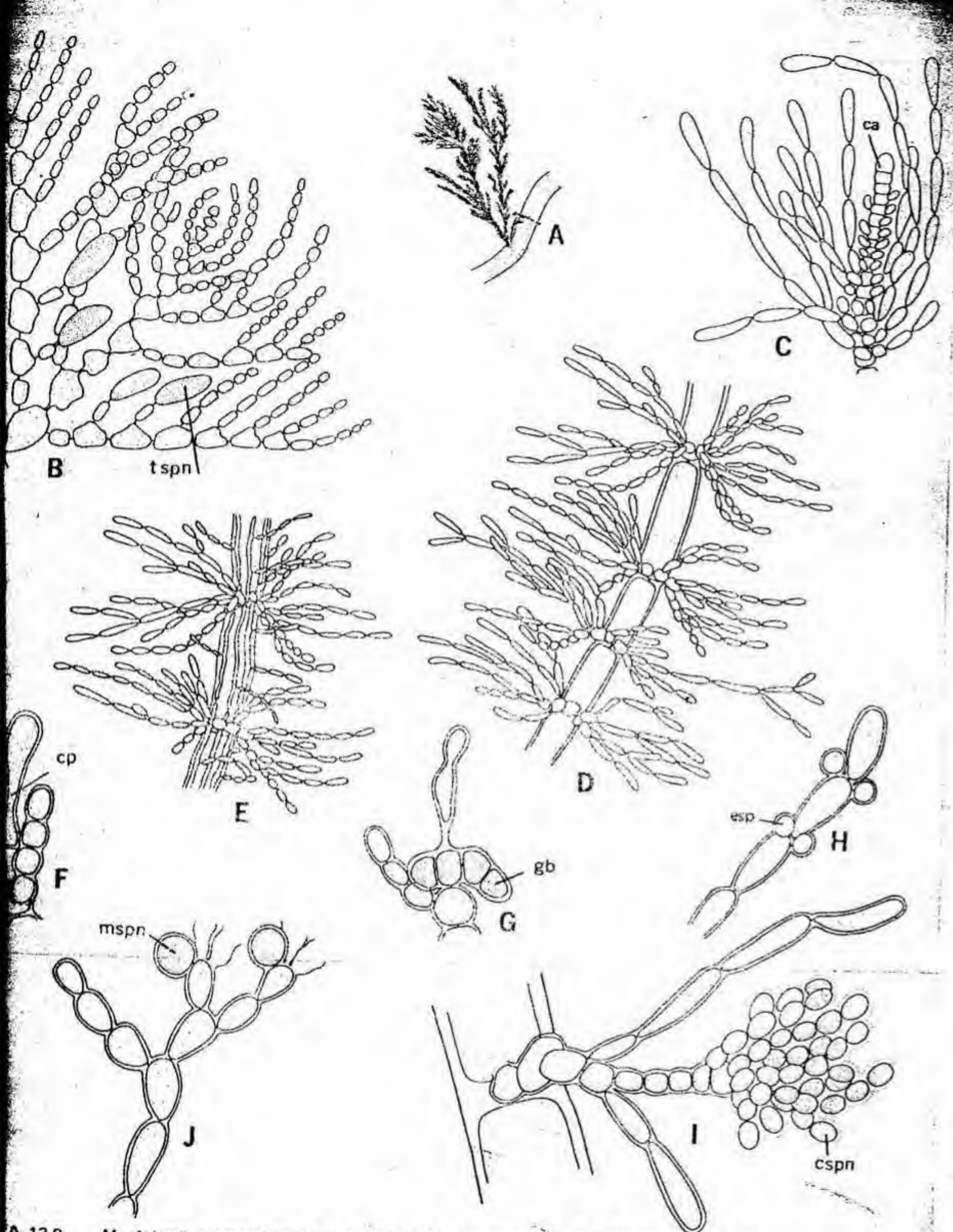


FIGURA 12-9 Morfología y reproducción en las floridofícidas uniaxiales. A, B, *Antithamnion*: A, aspecto general de la planta, fija como epífita sobre el estipe de un alga parda, X 0,5; B, porción terminal del talo, mostrando la construcción laxa y filamentosa, y algunos tetrasporangios (tspn) inmaduros, X 240. C-I, *Batrachospermum*: C, región apical, mostrando una célula apical (ca) y ramitas filamentosas, X 475; D, parte del eje principal, mostrando su estructura uniaxial y los verticilos de ramificaciones filamentosas, X 165; E, una parte más madura del mismo eje, mostrando el desarrollo de filamentos corticales que recubre el cordón axial de células, X 165; F, carpogonio no fecundado, X 915; G, fase posterior a la fecundación mostrando el principio de desarrollo de los filamentos del gonimoblasto, X 915; H, ramita con varios espermatangios maduros (esp), X 960; I, fase más avanzada del desarrollo del gonimoblasto mostrando cadenas de carposporangios (cspn), X 790. J, parte del talo, con monosporangios maduros y otros (mspn), X 790.

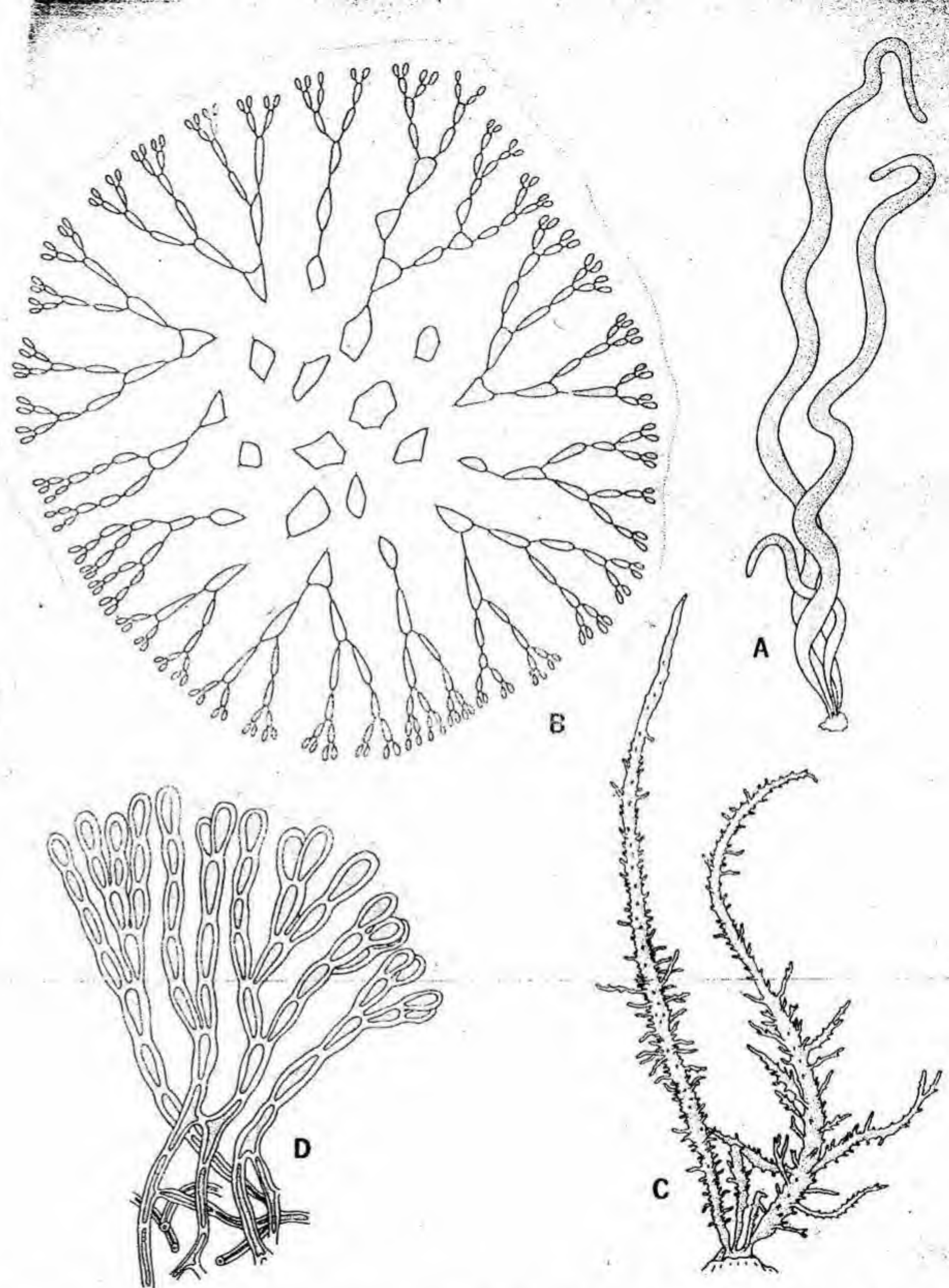


FIGURA 12-10 Morfología de floridofícidas multiaxiales sencillas. A, B, *Nematium*: A, aspecto de un grupo de plantas, X 0,7; B, corte transversal del talo, mostrando su estructura multiaxial y su organización a base de filamentos ramificados incluidos en una matriz mucilaginosa, X 415. C, D, *Cumagloia*: C, aspecto de un grupo de plantas, X 0,5; D, corte transversal de una parte del talo, mostrando su estructura multiaxial y filamentosos, X 350.

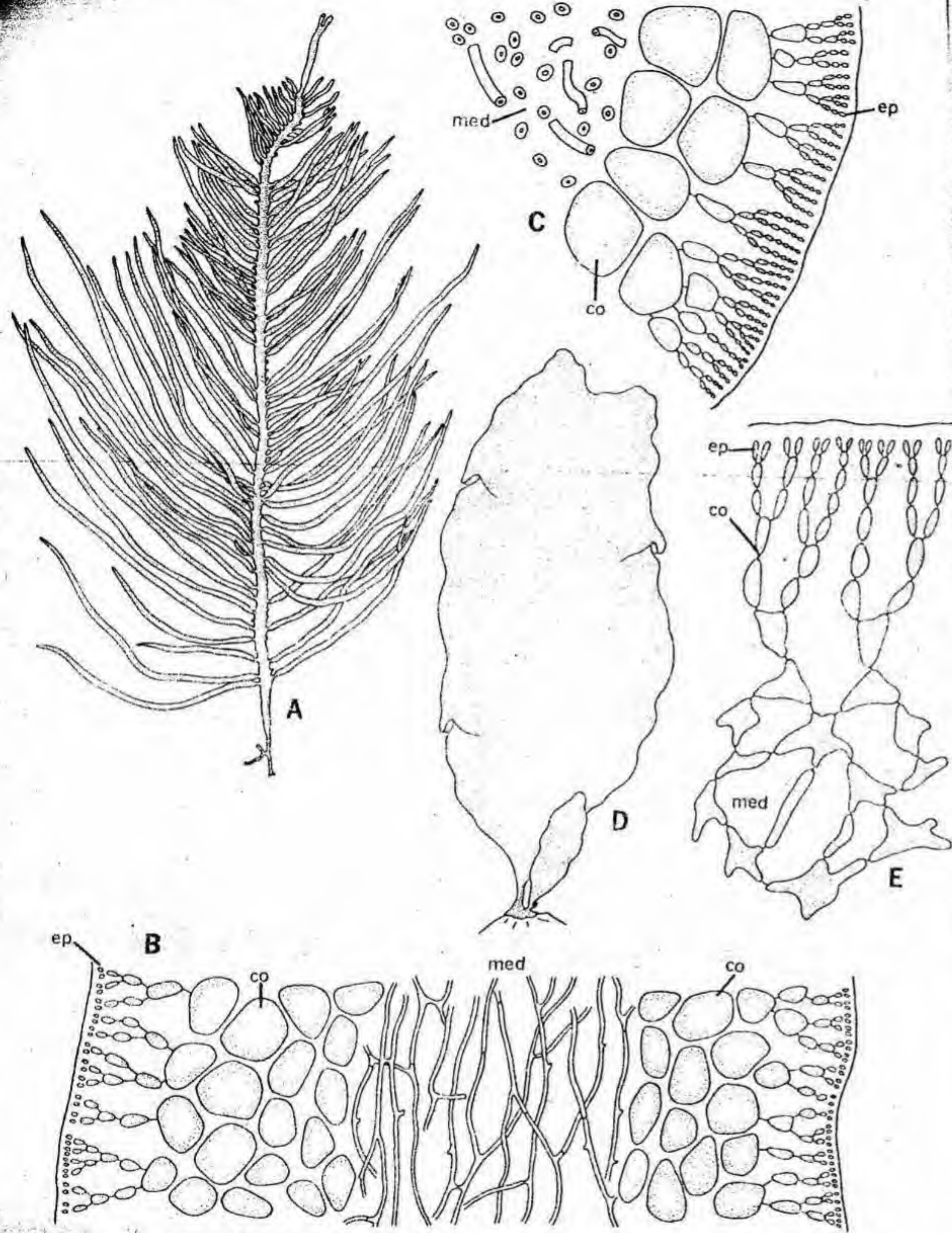


FIGURA 12-11 Diversidad morfológica en floridofícidas multiaxiales más complejas. A-C, *Agardhiella*: A, aspecto general, x0,5; B, corte longitudinal de una porción del talo, mostrando la medula filamentosa (*med*), y el córtex pseudoparenquimático (*co*), x60; C, corte transversal de la porción externa del talo, mostrando la medula filamentosa y el córtex pseudoparenquimático, x70; D, E, *Rhodoglossum*: D, aspecto general de la planta, x0,5; E, corte transversal de la parte externa del talo, mostrando los filamentos laxos de la región interna medular (*med*), y un córtex externo formado por células pequeñas agrupadas más densamente (*co*), x700. *ep*, epidermis.

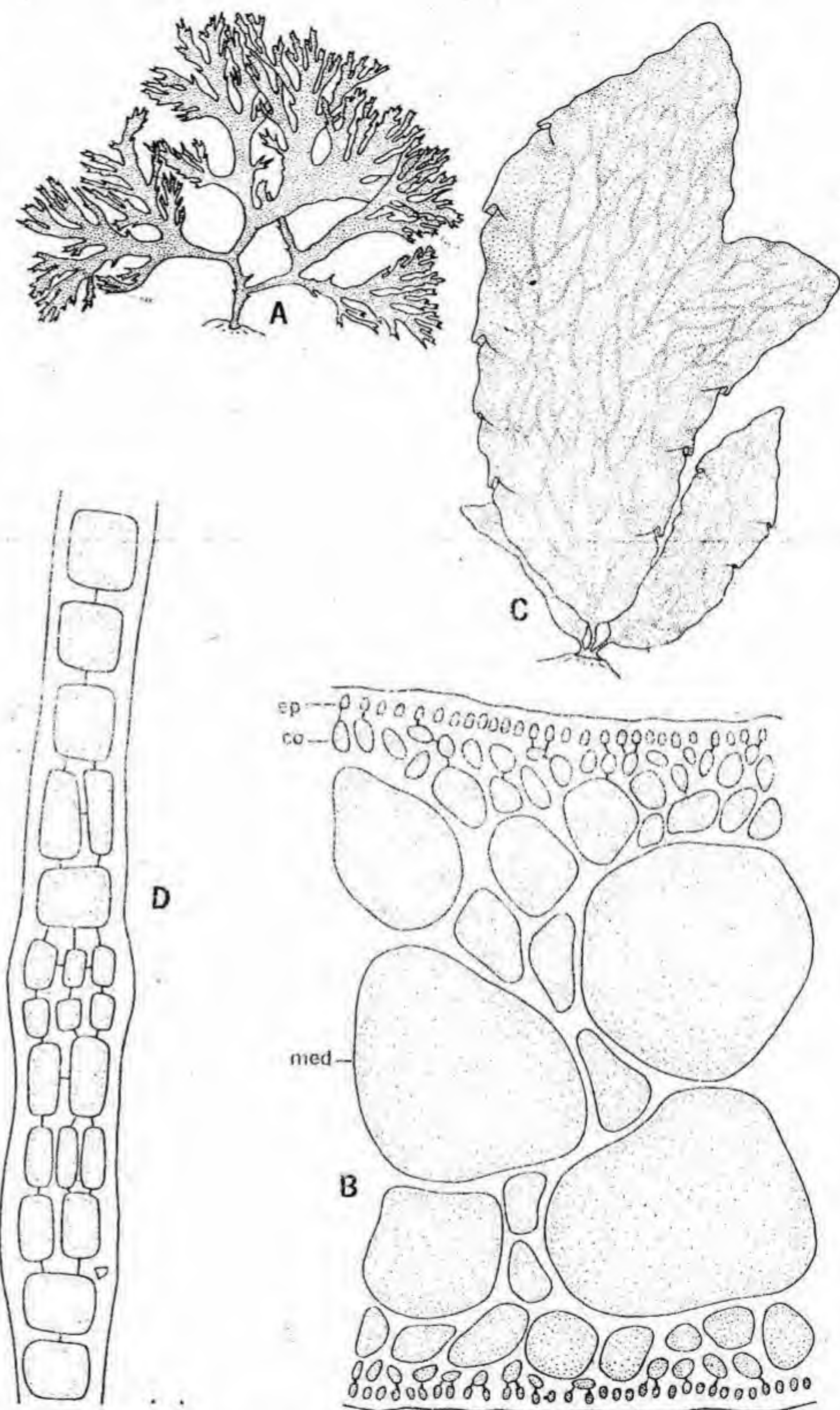


FIGURA 12-12 Diversidad morfológica de las floridofícidas. A, B, *Callophyllis*: A, aspecto general del talo, de tipo multiaxial, x0,5; B, corte transversal de una porción del talo, mostrando la organización pseudoparenquimática, integrada por células compactas y grandes en la medula (*med*) y pequeñas en el córtex (*co*) y en la epidermis (*ep*), x150. C, D, *Polysaura*: C, aspecto general del talo, membranoso y recorrido por venas, x0,5; D, corte transversal de una parte del talo a nivel de una vena, x250.

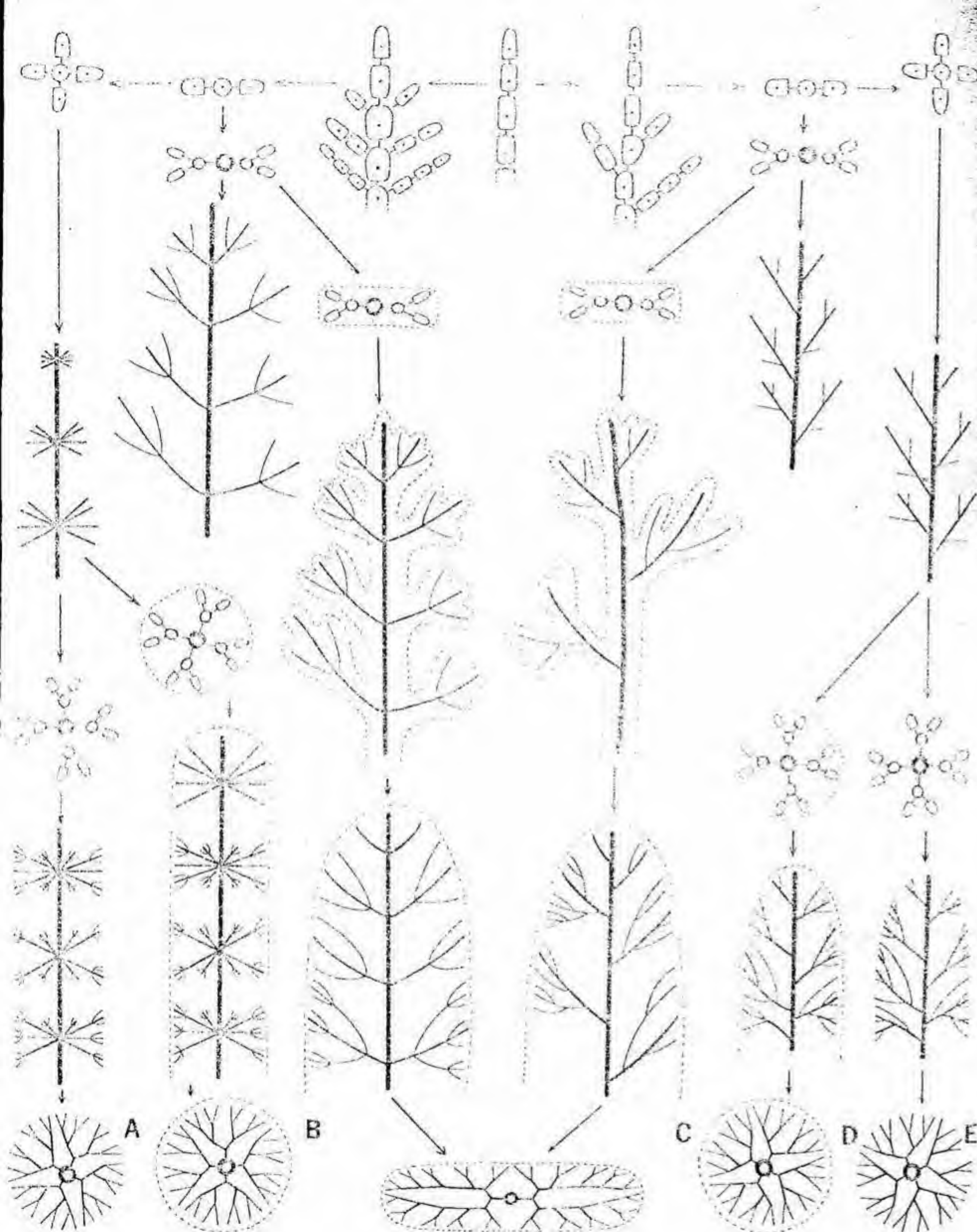


FIGURA 12-13 Tipos de crecimiento de las floridofcidas uniaxiales, mostrando las posibles líneas de evolución que habrían conducido a tipos libremente ramificados (A, E) y a tipos pseudoparenquimáticos (B-D) con simetría radial (A, B, D, E) y bilateral (C).

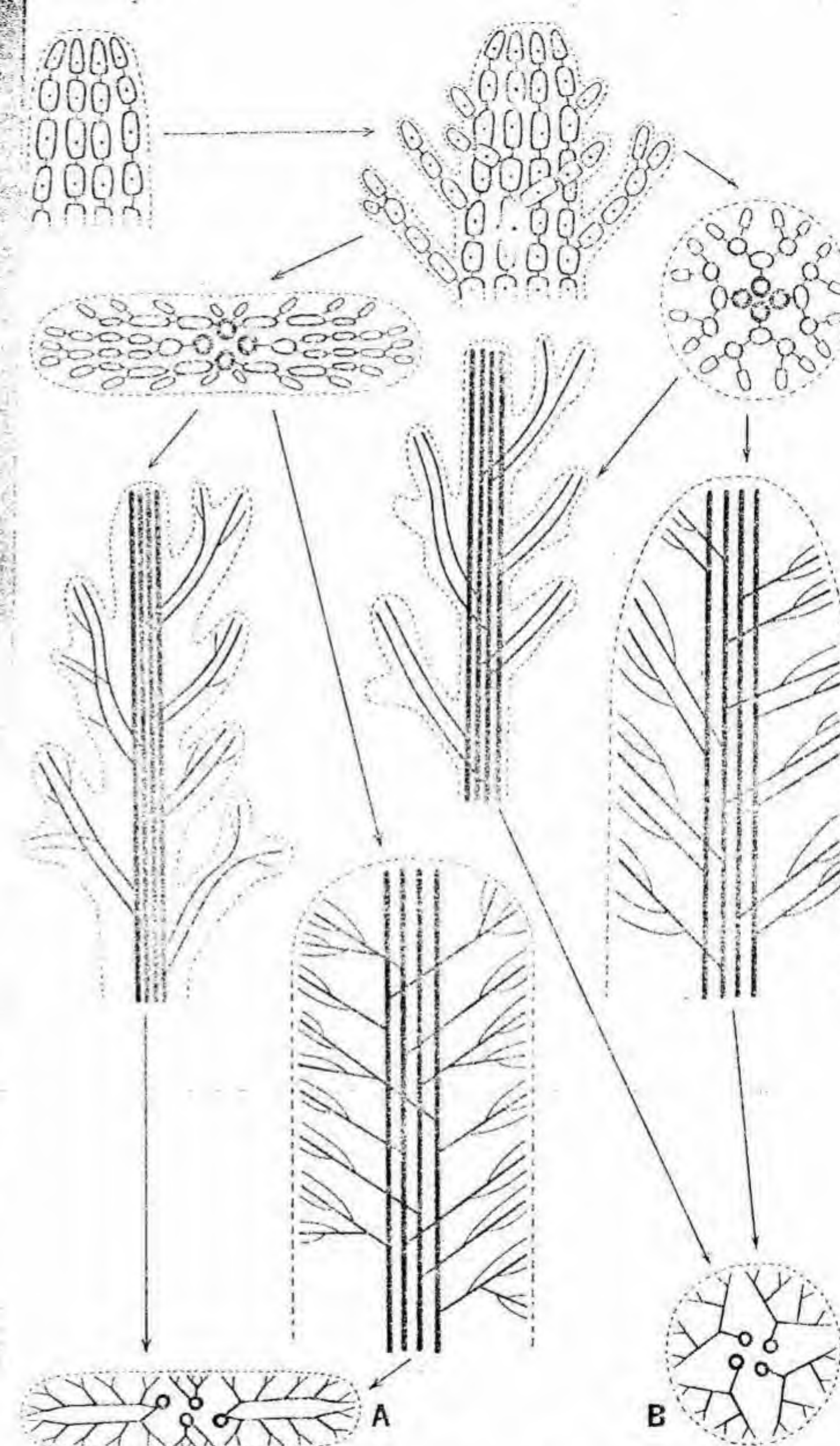


FIGURA 12-14 Tipos de crecimiento de las floridofcidas multiaxiales, mostrando las posibles líneas de evolución que habrían conducido hasta las formas pseudoparenquimáticas con simetría bilateral (A) y radial (B) con distintos grados de fusión entre los filamentos.

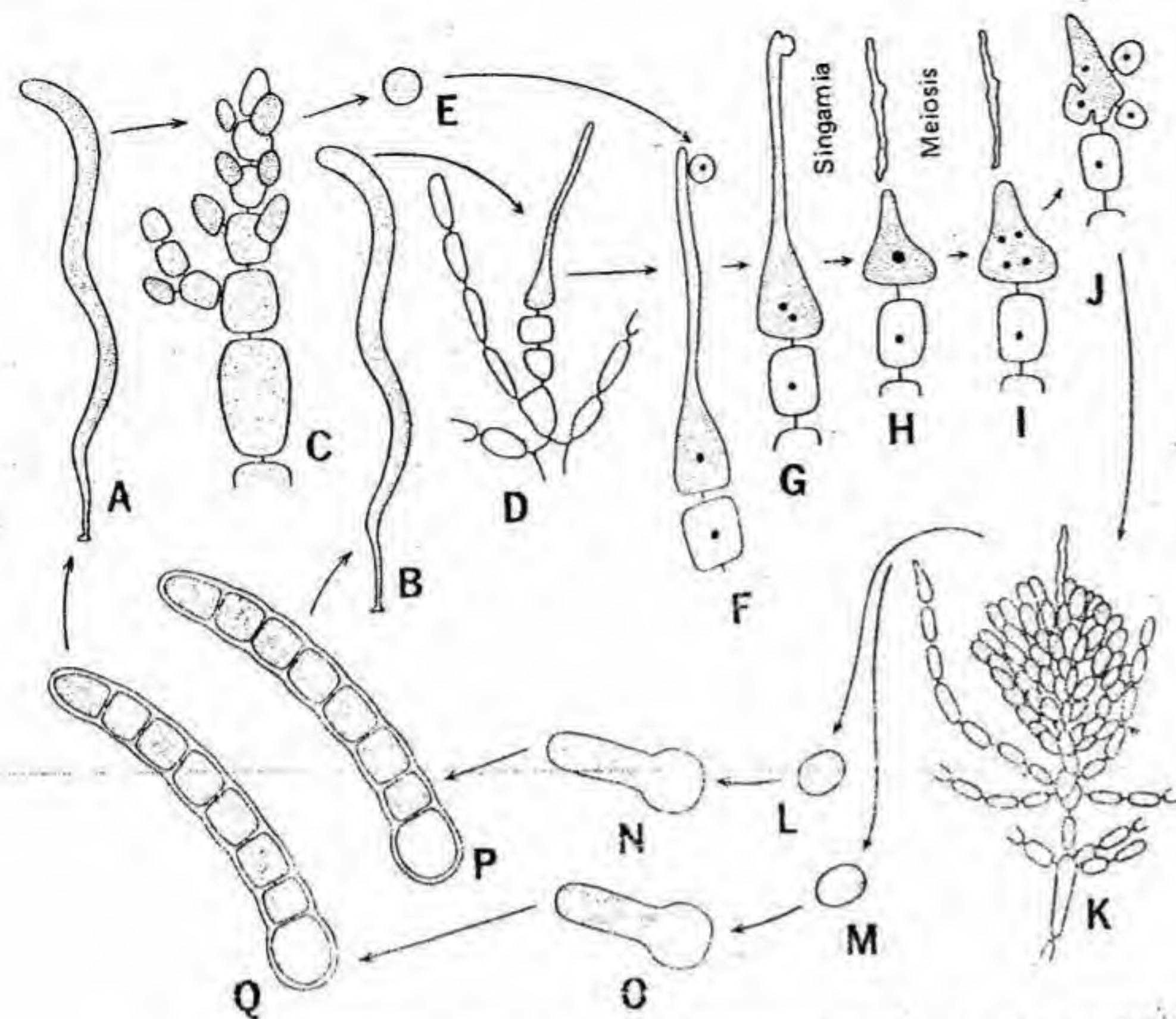


FIGURA 12-15 Ciclo vital de *Nematium*: A, B, gametofitos; C, ramita del gametofito masculino con varios espermatangios y un espermacio recién liberado (E); D, ramita de un gametofito femenino, con un carpogonio; F, espermacio sobre la tricógina; G, núcleo del espermacio después de llegar a la base del carpogonio; H, después de la singamia; I, después de la meiosis, degeneración de la tricógina; J, aparición de los filamentos del gonimoblasto a partir del carpogonio fecundado; K, gonimoblasto maduro, con numerosos carposporangios; L, M, carposporas; N, O, germinación de las carposporas; P, Q, plántulas filamentosas. (Para más detalles y tamaños respectivos de estructuras comparables, véanse figs. 12-9 C-I, A, B.)

ha perdido (o quizás no se ha descubierto todavía).

Las características del sistema reproductor femenino y de los fenómenos que siguen a la fertilización varían marcadamente en las floridoficidas más avanzadas. Citaremos un solo ejemplo, el de *Polysiphonia*.

En *Polysiphonia* se observa una alternancia de gametofitos haploides masculinos y femeninos de vida libre y vegetativamente parecidos, con una morfología idéntica a la del tetrasporofito diploide. Un diminuto carposporofito diploide, que se mantiene unido al gametofito femenino y produce carposporas diploides, se desarrolla previamente a la aparición del tetrasporofito de vida libre. Las tetrásporas (meiósporas), que se producen sobre el tetrasporofito de vida libre, germinan y se desarrollan para dar gametofitos de vida libre. Se admite que se produce una determina-

ción genotípica del sexo y que dos de las tetrásporas de cada tetrasporangio originan gametofitos masculinos y las otras dos desarrollan gametofitos femeninos. La alternancia citológica, esbozada más arriba, acompaña la alternancia morfológica de generaciones.

La planta madura de *Polysiphonia* está constituida por un talo ramificado, con células agrupadas en segmentos regulares. Cada uno de estos segmentos, una vez maduro, está formado por una célula central rodeada de un cierto número de células pericentrales de igual longitud. Esta estructura se denomina con frecuencia estructura polisifonada. El número de células pericentrales en los ejes vegetativos suele ser constante en cada una de las especies, aunque su número varía de una especie a otra. Lo más frecuente es que haya cinco. Incluso en donde el número de células pericentrales de los ejes vegetativos es superior a

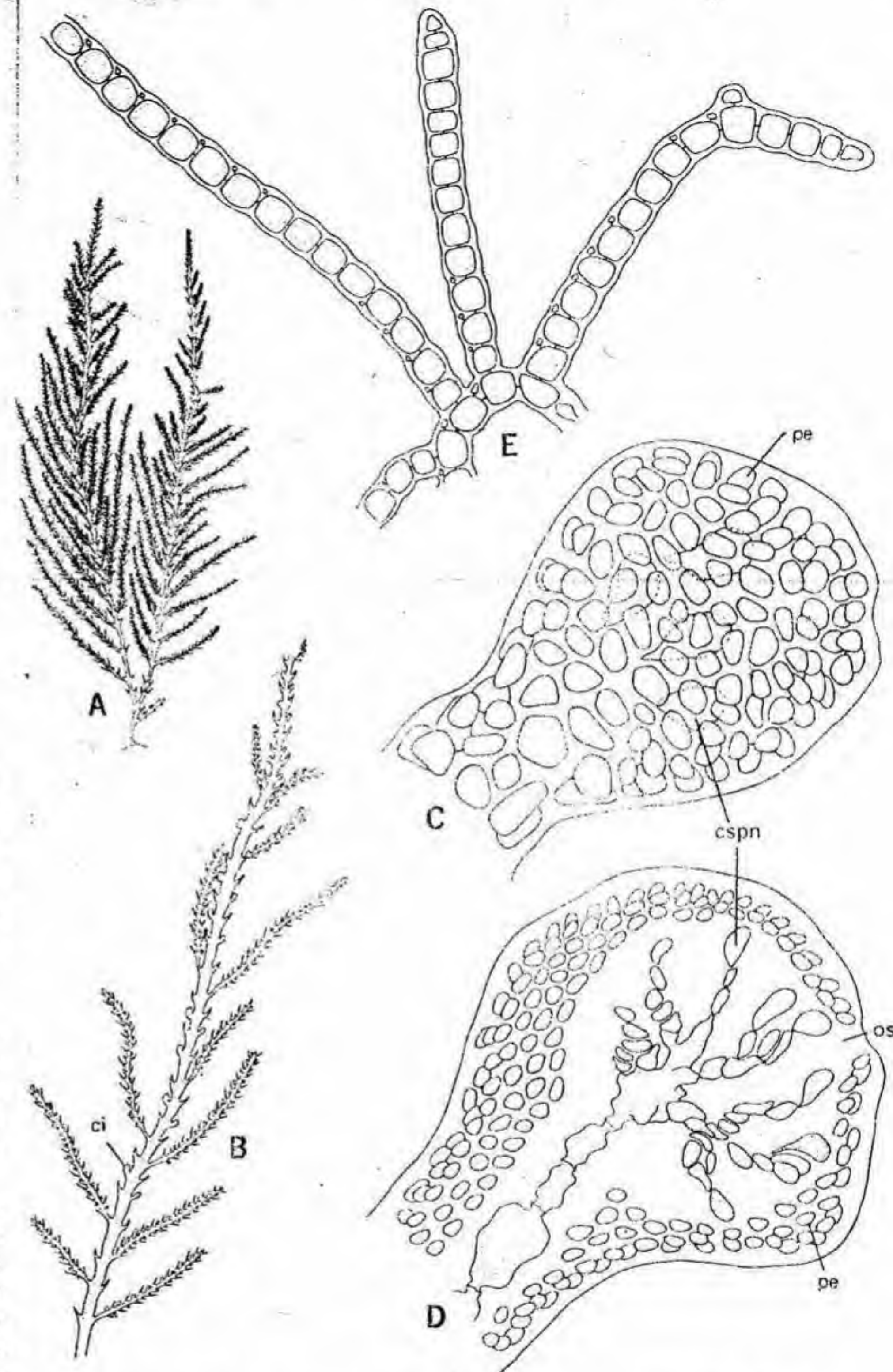


FIGURA 12-16 Morfología de *Bonnemaisonia*: A, aspecto general, x 0,3; B, talo a mayor aumento, mostrando su forma ramificada y la posición de las regiones fértiles, con cistocarpos (ci), x 1; C, aspecto superficial de un cistocarpo, mostrando la pared externa del pericarpo estéril (pe) a través de la cual se observan algunos carposporangios terminales (cspn) del gonimoblasto, x 300; D, corte transversal del cistocarpo, mostrando la pared estéril del pericarpo, el ostiolo (os) y el gonimoblasto encerrado en el interior, x 250; E, base *Trilliella*, x 220.

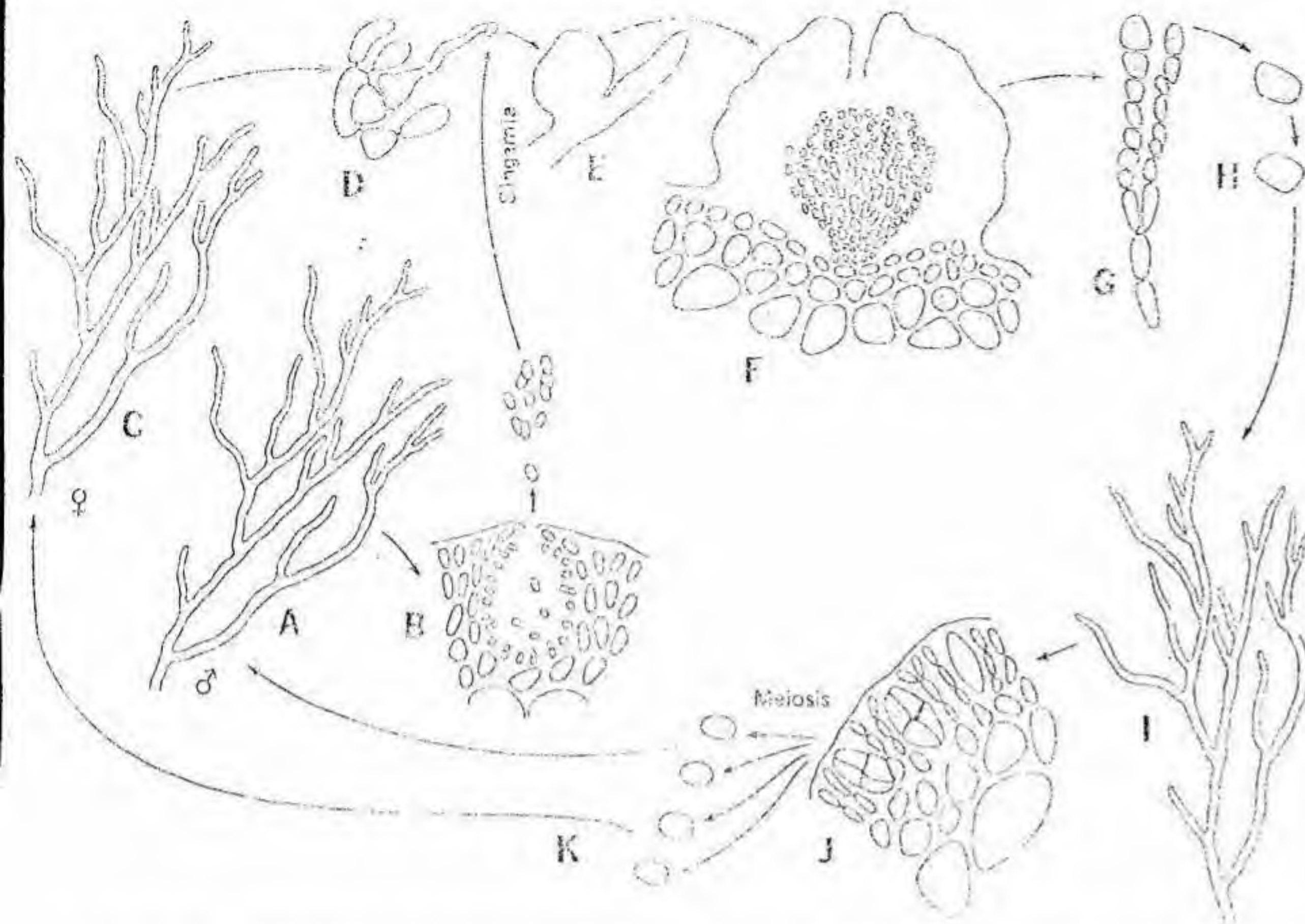


FIGURA 12-17. Ciclo vital de *Gracilaria*: A, gametofita macho; B, ovogonios de espermatangios, durante la formación de espermatozoides; C, gametofita femenino; D, espermatozoides sobre la micrógama de un carpogonio, poco antes de la fecundación; E, cigoto; F, parte terminal de un sistema raizoidal, mostrando el gametoblasto adherido en él y el pericarpo estéril, provisto de ostiolo; G, sistema raizoidal del gametofito macho; H, parte del gametofito macho, mostrando cadenas de carposporangios; I, carpóspora; J, tetraspora; K, tetraspora (meiospora).

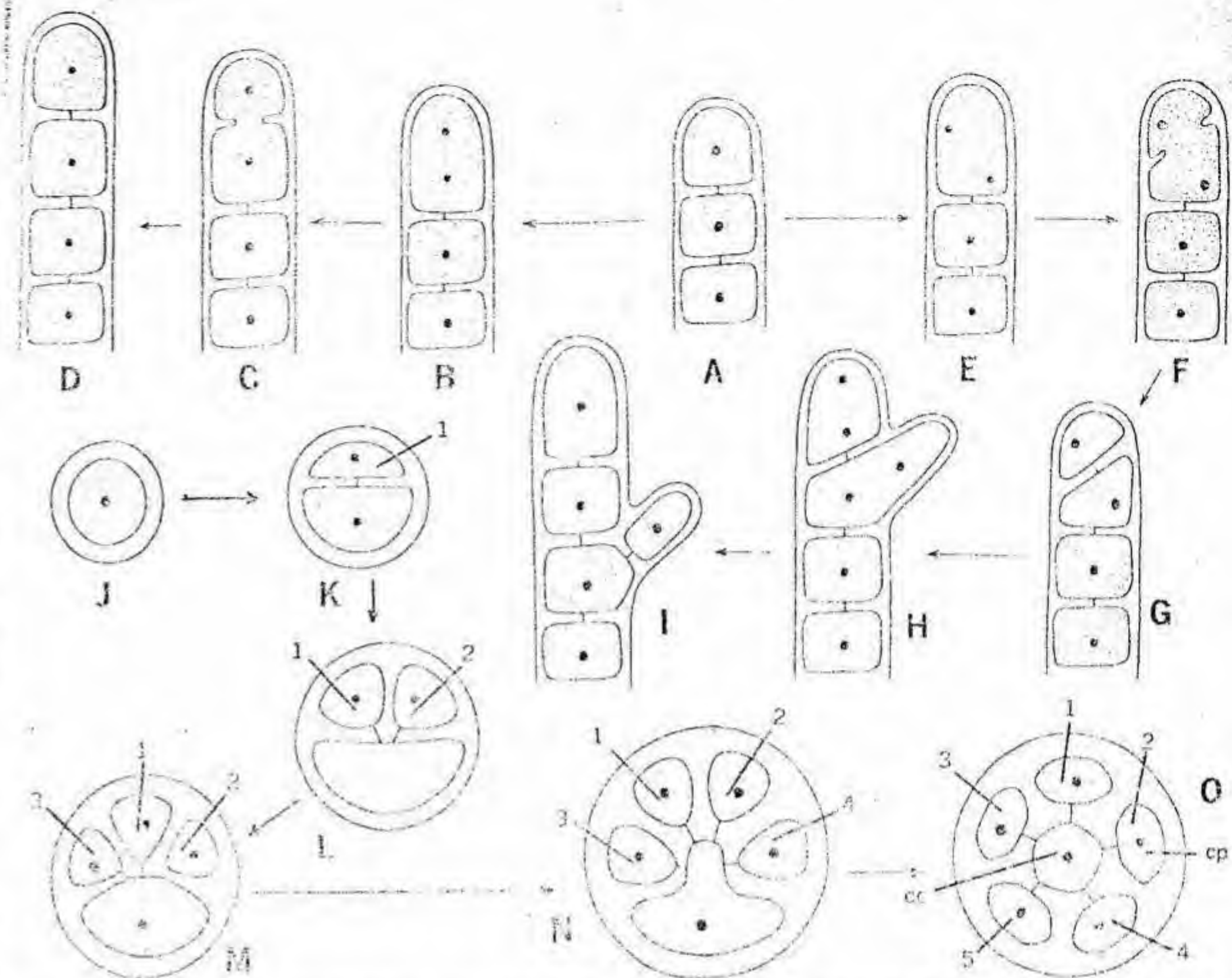


FIGURA 12-18. Crecimiento apical y evolución polisifonada en *Polysiphonia*: A-D, fases de la división de la célula apical para producir segmentos no fértils sobre las ramificaciones; E-I, fases de la división de la célula apical (observase la posición del núcleo en dicha célula) para producir un segmento formador de una ramificación; J-O, divisiones en segmentos (vistas en corte transversal) separados a partir de la célula apical, que originan la estructura polisifonada constituida por un eje central (axial) de células, y varias células pericentrales (en este caso cinco). La sucesión de las divisiones está indicada mediante los números: cc, célula central; cp, célula pericentral.

cinco, los ejes reproductores continúan teniendo el número básico de cinco (figs. 12-18 O, 19 B).

En *Polysiphonia*, el crecimiento es estrictamente apical, y la célula apical va originando nuevas células a partir de su cara posterior. Al segmentarse, dicha célula apical produce solamente una célula central y cinco células pericentrales, de modo que los núcleos hijos de la célula apical en división rodean el eje longitudinal (fig. 12-18 A-D). La pared celular que se forma después de esta división nuclear lo hace según ángulos rectos con el eje longitudinal. La célula primaria experimenta una sucesión de divisiones que alternan de forma regular en pocos segmentos de la célula apical, es decir, separando las células hijas de izquierda a derecha a partir de la primera célula. De este proceso resulta la típica disposición en forma de una célula central rodeada de cinco células pericentrales (fig. 12-18 J-O).

Cuando la segmentación de la célula apical va a producir una rama, los núcleos hijos se alinean, en la célula apical en división, hacia arriba y en diagonal, y la pared de la célula se forma en posición oblicua respecto al eje longitudinal. A partir del lado superior de la célula en forma de cinco resultante, se eleva una protuberancia que representa el principio de la rama (fig. 12-18 H, I). La célula primaria forma así, en primer lugar, un primordio de ramificación. A continuación, la célula primaria se divide de la forma típica, produciendo una célula central rodeada por cinco células pericentrales. Estos primordios de ramificaciones pueden seguir un crecimiento indeterminado y repetir el mismo desarrollo del eje principal; o bien pueden presentar un crecimiento determinado y limitado, manteniéndose parcial o totalmente monosifonados. Estas ramificaciones monosifonadas y determinadas

se denominan tricoblastos y pueden presentar nuevas ramificaciones. Los tricoblastos pueden ser estériles o fértiles. Las estructuras sexuales se forman sobre este tipo de ramificaciones determinadas, entre las cuales podemos distinguir claramente tricoblastos femeninos y tricoblastos masculinos (fig. 12-20 C, D, N-Q).

Normalmente, en los tricoblastos femeninos sólo los tres segmentos basales próximos al eje principal adquieren estructura polisifonada; la porción distal, que puede ser simple o ramificada, se mantiene en forma monosifonada y suele ser más o menos evanescente. El primer segmento situado por encima del basal es el que resulta fértil, y la última célula pericentral que se forma sobre este segmento es la que produce la ramifi-

cación carpogonial. Antes de centrarnos en la ontogenia del sistema reproductor femenino, observemos que algunas células adyacentes se van desarrollando vegetativamente. Las células pericentrales, formadas en último lugar y pertenecientes tanto al segmento basal como al segmento inmediatamente superior al fértil, van originando por división series de células vegetativas. De modo parecido, las células pericentrales situadas a cada lado de las fértiles también originan una serie de células vegetativas (fig. 12-20 D-G). Estas series filamentosas de células, procedentes de estas cuatro células vegetativas pericentrales, se fusionan lateralmente entre ellas para formar un pericarpo en forma de urna, que encierra el sistema reproductor femenino en pleno desarrollo

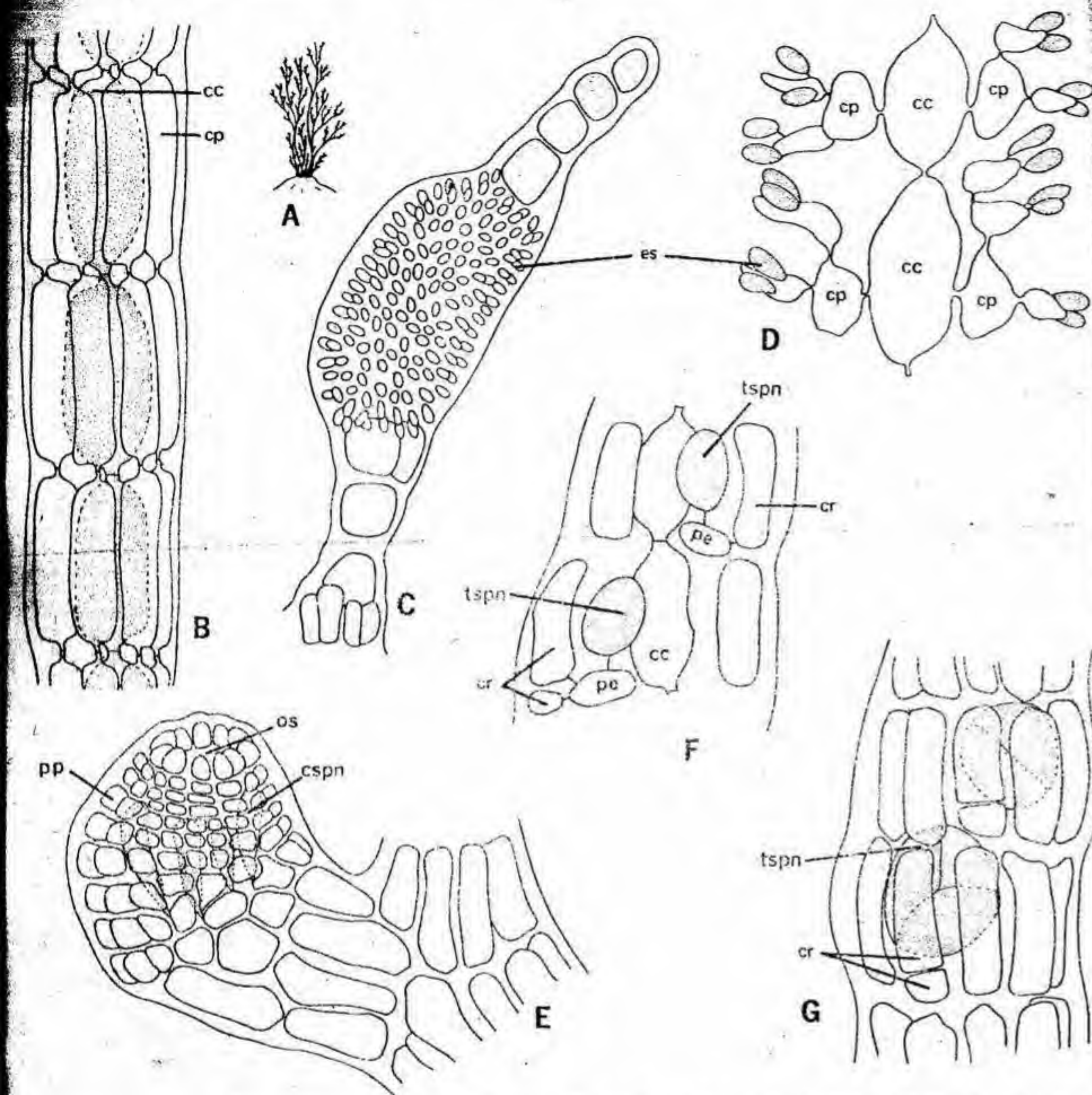


FIGURA 12-19 Estructura y reproducción en *Polysiphonia*: A, aspecto general, x 1; B, porción polisifonada y estéril de una parte del talo, donde puede verse un eje central de células (cc) rodeada por células pericentrales (cp), x 250; C, ramita masculina madura o tricoblasto, con una masa densa de espermatangios (es), x 200; D, corte transversal de dos segmentos fértiles del tricoblasto masculino, donde se ve la procedencia de los espermatangios a partir de células segmentales fértiles, x 250; E, tricoblasto femenino, mostrando el pericarpo estéril externo (pp), con pericentrales, y la relación con las células centrales, x 500; F, el ostiolo (os) y algunos carposporangios terminales fértiles (cspn) del gonimoblasto, vistos por transparencia, x 150; G, el ostiolo (os) y algunos carposporangios terminales fértiles del tetrasporófito, mostrando la unión entre los tetrasporangios inmaduros (tspn), con los pedúnculos (pe) y células de recubrimiento (cr), x 250; H, aspecto superficial de la parte fértil del talo, a través de las células protectoras del cual se observan dos tetrasporangios maduros, x 250.

(fig. 12-19 E). Estos filamentos no llegan a fusionarse íntegramente; en el ápice queda un pequeño poro u ostiolo, a través del cual la tricógina se pone en contacto con el agua ambiente. Este desarrollo de un pericarpo estéril se inicia antes

de la fertilización, pero se acelera después de ésta, acompañando el desarrollo del carposporófito que se encuentra en su interior.

Previamente a la fertilización, las células pericentrales fértiles encerradas en el pericarpo sufren

tres divisiones primarias. La primera de ellas separa hacia un lado una célula lateral y estéril; la segunda origina hacia la parte apical el primordio de la ramificación carpogonial, y la tercera separa una célula basal estéril en dirección antiapical. La célula pericentral fértil, unida a la célula central del segmento fértil, constituye, después de sufrir las tres divisiones, la célula sustentadora o célula basal. De este modo, existen, durante esta fase, tres primordios unidos a la célula sustentadora. Las células estériles lateral y basal sufren cada una de ellas unas pocas divisiones hasta formar cortos filamentos de células estériles. Estos pueden servir más tarde como fuente de alimentos para el desarrollo del carposporófito pero, según parece, no tienen ninguna otra función. El primordio de la rama carpogonial se divide para producir una rama carpogonial de cuatro células, entre las cuales, la terminal origina el carpogonio (fig. 12-20 G-H). Existe una larga y delgada tricógina que emerge fuera del pericarpo por el ostiolo, poniéndose en contacto con el agua y constituyendo una estructura captadora del espermacio.

El sistema reproductor masculino madura aproximadamente al mismo tiempo que el femenino. Contrastando con el tricoblasto femenino, el tricoblasto masculino forma un gran número de espermatangios. El segmento basal del tricoblasto fértil no deja, por regla general, de ser monosifonado, como hace también la parte distal, que es también muy ramificada. Sin embargo, entre estas dos regiones monosifonadas varios segmentos se dividen para formar una célula central y cinco células pericentrales. Las cinco células pericentrales de cada uno de estos segmentos polisifonados fértiles resultan también fértiles (figs. 12-19 C, D, 20 N-Q).

Cada célula pericentral fértil sufre un cierto número de divisiones transversales que conducen a la producción de tres o más células madres de los espermatangios. A su vez, cada una de ellas se divide oblicuamente, separando dos o más espermatangios, que al llegar a la madurez liberan un único espermacio incoloro y desnudo (fig. 12-19 D). Debido a que el gran número de divisiones que experimenta va produciendo células progresivamente más pequeñas, el tricoblasto masculino maduro adquiere el aspecto de una estructura pedunculada y claviforme, con un gran número de pequeñas células (los espermatangios) muy refringentes y casi incoloras sobre su superficie. Los espermacios son transportados pasivamente por las corrientes de agua hasta establecer contacto con la tricógina (fig. 12-20 H).

Cuando un espermacio establece contacto con la tricógina, el núcleo masculino penetra en ella y llega hasta la base del carpogonio, en donde se fusiona con el núcleo femenino. Tan pronto como tiene lugar esta fecundación, la tricógina degenera y una célula se separa del ápice de la célula sustentadora. Se trata de la célula auxiliar (fig. 12-10 I). Una protuberancia, muy parecida a un plasmodesmo secundario, aparece cerca de la base del carpogonio fecundado y el núcleo diploide del cigoto emigra a su interior, acabando por penetrar en la célula auxiliar (fig. 12-10 J). Según parece, el núcleo haploide de la célula auxiliar degenera, y el núcleo diploide (del cigoto) que ha entrado en ella se divide mitóticamente. La primera célula diploide verdadera de la generación carposporofítica se forma cuando un núcleo hijo diploide se separa dando origen al primordio del gonimoblasto (fig. 12-20 K); esta célula primordial se divide a continuación por mitosis para producir un gonimoblasto pluricelular o carposporófito. Las células terminales del gonimoblasto, que es filamentosas, aumentan en volumen y originan carposporangios. Al llegar éstos a la madurez, liberan una carpóspora única, alargada, desnuda y densamente pigmentada (fig. 12-20 M), que sale al exterior por el ostiolo. A continuación, la carpóspora es transportada pasivamente por el agua y, al depositarse sobre un sustrato conveniente, germina, originando una generación tetrasporofítica de vida libre, morfológicamente idéntica a la de las generaciones del gametófito.

La reproducción en el tetrasporófito de vida libre es, hasta cierto punto, menos complicada que la de la fase gametofítica. Los tetrasporangios (meiosporangios) se producen sobre los ejes polisifonados vegetativos ordinarios de la planta (figs. 12-19 F, G, 20 T). Sin embargo, cuando la planta alcanza la fase de fertilidad, un gran número de segmentos consecutivos situados hacia el ápice de las ramificaciones se hacen fértiles. Cada segmento produce, por regla general, un tetrasporangio, que procede indirectamente de una de las células pericentrales. La célula pericentral fértil sufre un cierto número de divisiones, comparables hasta cierto punto a las divisiones primarias que tienen lugar durante el desarrollo del sistema reproductor femenino. Tres células, dos de ellas en general mayores que la tercera, se separan de la cara externa de la célula pericentral fértil. Cada una de ellas es una célula estéril de recubrimiento (fig. 12-19 F, G). A continuación, y a partir de la parte superior de la célula pericentral

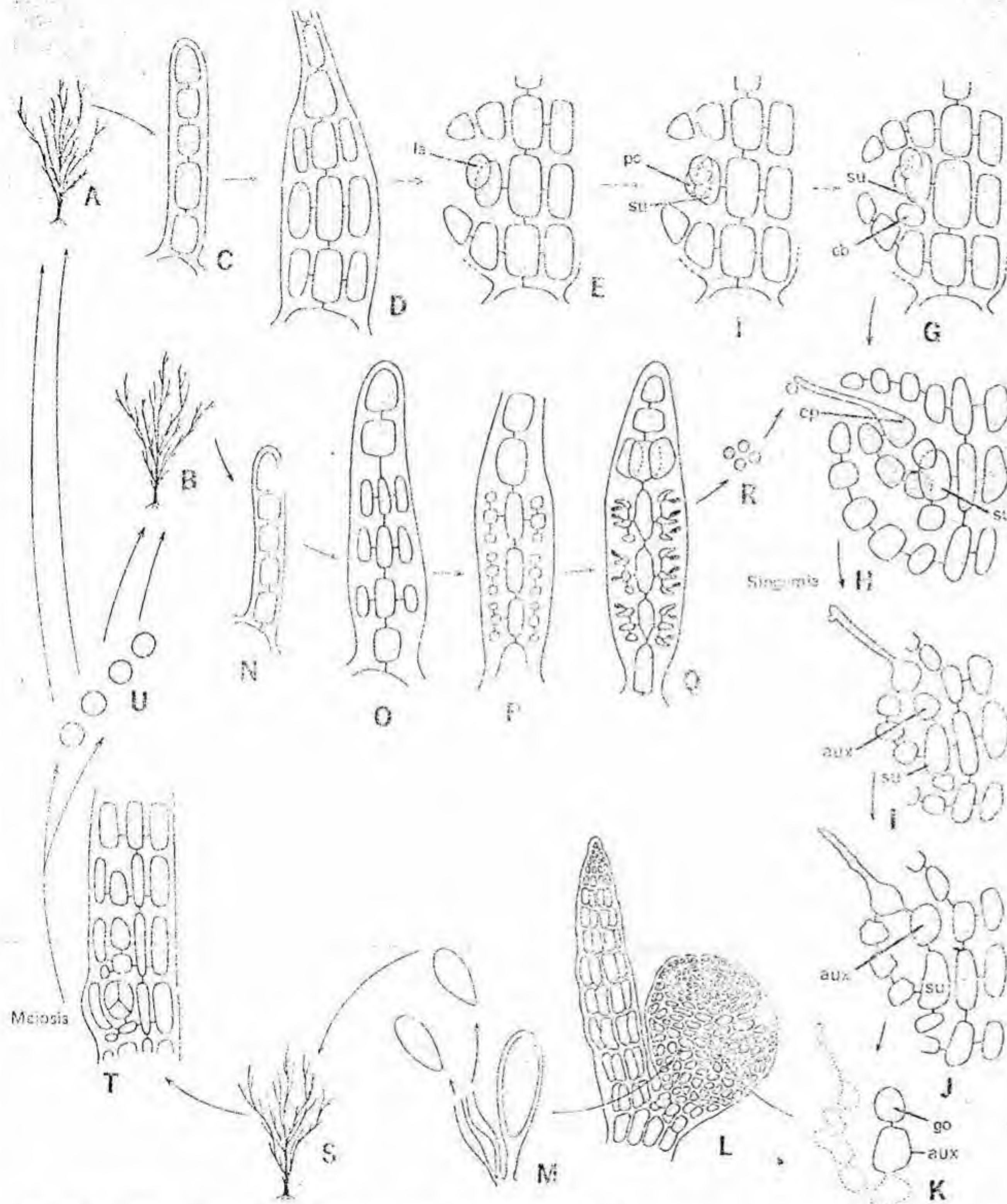


FIGURA 12-20 Ciclo vital de *Polysiphonia*. A, B, gametófitos. C-H, fases del desarrollo del tricoblasto femenino, mostrando la formación de células laterales estériles (le), de un primordio de ramita carpogonial (pc) y una célula estéril basal (eb). La ramita carpogonial tetracelular unida al carpogonio (cp) está en H plenamente desarrollada y unida a la célula sustentadora (su). N-R, fases del desarrollo del tricoblasto masculino, mostrando la formación de espermatangios y la liberación de espermacios. I, se ha completado la fecundación y la célula auxiliar (aux) está separada. J, diploidización. K, separación del primordio del gonimoblasto (go). L, maduración del cistocarpo. M, carposporangios dejando carpósporas en libertad. S, tetrasporófito. T, rama fértil del tetrasporófito, con tetrasporangios en formación (los inferiores están maduros). U, tetrásporas (meiósporas). (Para más detalles estructurales y para los respectivos tamaños, véase fig. 12-19 A-G.)

fértil, se individualiza una célula única, el tetrasporangio, que queda protegida por las células de recubrimiento laterales. La pequeña célula, a la cual tanto el tetrasporangio como las tres células de recubrimiento se mantienen unidas, es la célula peduncular, comparable a la célula sustentadora de la ramificación carpogonial. El tetrasporangio se desarrolla considerablemente y su núcleo diploide se divide por meiosis formando cuatro núcleos haploides. A continuación, el citoplasma se divide en cuatro porciones uninucleadas (fig. 12-19 G). Al llegar a la madurez, la pared del tetrasporangio se disgrega, el material intercelular situado entre las células de recubrimiento se hidroliza y las tetrásporas desnudas (meiósporas) quedan libres junto con las células de recubrimiento. Estas meiósporas son transportadas pasivamente por el agua y acaban por germinar, originando las generaciones gametofíticas de vida libre (fig. 12-20 A, B).

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA DE LOS RODOFITOS

Las algas rojas son predominantemente marinas y están más ampliamente distribuidas que las algas pardas. Algunas de ellas, como *Porphyridium*, son terrestres y forman revestimientos esponjosos rojizos sobre las superficies húmedas de los invernaderos o junto al borde de las albercas de los jardines, en proceso de desecación. Gran parte de las especies dulciacuícolas están limitadas a las corrientes frías y rápidas. Raramente presentan una coloración característica roja, sino que son verdes, azuladas o, en algunos casos, pardas o negras.

Las rodofíceas marinas son mucho más abundantes y han alcanzado una amplia diversidad de formas y colores. Son asimismo las que gozan de una más amplia distribución geográfica y vertical dentro del conjunto de las algas superiores. Aunque es en las aguas tropicales en donde se encuentra un mayor número de especies de algas rojas, también están bien representadas en las aguas más frías, pero raras veces se hacen tan dominantes a simple vista como las poblaciones de algas pardas. La mayoría de las especies tropicales son relativamente pequeñas y poco aparentes, aunque algunas de las algas rojas de las aguas frías alcanzan un tamaño considerable. En general, las algas rojas cubren una distribución vertical mucho más amplia que las algas pardas.



FIGURA 12-21 *Porphyra*, sobre rocas, en la parte alta de la zona intermareal, en Columbia Británica, fotografiada durante la marea baja, x 0,1.

Algunas de ellas, como *Porphyra* (fig. 12-21) y *Gloiopeltis*, se encuentran a gran altura dentro de la zona intermareal en donde, en ocasiones, pueden quedar expuestas al aire durante varios días consecutivos y secarse hasta volverse quebradizas, sin que ello tenga ningún efecto adverso sobre su fisiología. Otras algas rojas viven a grandes profundidades especialmente en los trópicos, en donde se les ha llegado a encontrar por debajo de 120 m de profundidad.

La extraordinaria variedad de colores de las algas rojas marinas depende de las variaciones verticales del hábitat en relación con las condiciones de iluminación. Las especies de la zona intermareal presentan la máxima diversidad de coloraciones. La proporción relativa de los distintos pigmentos varía del verde oscuro o negro en la parte superior de la zona intermareal hasta el rojo purpúreo, pardo o rojo rosado en la parte inferior de la zona intermareal. Las de profundidades mayores presentan generalmente un color rojo rosado intenso debido a que la ficocitrina domina sobre la clorofila allí existente, enmascarándola. La presencia de los pigmentos ficobilínicos accesorios permite la fotosíntesis a grandes profundidades. La luz de longitud de onda más corta (luz azul) penetra más profundamente en el agua. Los pigmentos ficobilínicos absorben la mayor parte de esta luz. La energía luminica absorbida por los pigmentos accesorios es transferida a la clorofila *a* de una manera todavía no totalmente aclarada, permitiendo así que tenga lugar la fotosíntesis.

Aunque las algas coralinas, tanto del tipo

incrustante como del tipo articulado (fig. 12-1), se encuentran extendidas tanto en las aguas frías como en las aguas cálidas, son especialmente abundantes y bien visible en los trópicos. Tienen una importancia particular en las zonas de arrecifes coralinos, en donde la acción cementante de las algas coralinas incrustantes se cree que es el principal responsable del mantenimiento de la estructura del arrecife. Los corales (animales) seguramente quedarían reducidos a pequeños fragmentos si no fuera por la acción cementante de estas algas, que reúne entre sí el carbonato cálcico de la planta y el de los restos animales.

IMPORTANCIA Y USOS

Junto a la importancia de las algas coralinas en la edificación de los arrecifes, las algas rojas representan, directa o indirectamente, una fuente de refugio y de alimentos para los animales marinos. Las células reproductoras de las algas rojas, aunque inmóviles, son liberadas en gran cantidad y constituyen una parte del fitoplancton. Ciertamente, en conjunto son menos importantes en este aspecto en las regiones de aguas frías que las algas pardas, pero pueden tener una cierta significación. Por ejemplo, se ha estimado que una sola planta del alga foliácea *Rhodomena peltata*, que puede alcanzar una longitud de un metro o más, puede producir unos 12 000 000 de cigarioporas; y un solo tetrasporófito de la misma especie puede emitir unos 100 000 000 de tetrasporos.

Las algas rojas son utilizadas también por el hombre y tienen importancia de esta a usos industriales y domésticos. El hombre consume cierto número de ellas como alimento. El dulce, preparado en diversos países a partir de distintas especies de *Rhodomena*, se emplea de diversos modos. Se consume en forma de confitura, se emplea como condimento con patatas o cocido en sopas. *Porphyra*, conocida con el nombre de laver púrpura, se emplea también ampliamente como alimento. Los japoneses cultivan esta alga roja en lugares apropiados, que se mantienen en producción durante muchos años (fig. 12-22 A, B). Este es, sin duda alguna, uno de los productos marinos del Japón de mayor importancia económica. Se le conoce comúnmente con el nombre de nori y se elabora en forma de producto seco y curado. Con frecuencia se emplea para envolver trozos de pescado o de carne rellenos de arroz, como una especie de sandwich, denominada *onigiri*. También se emplea en la preparación de

los macarrones japoneses y en la elaboración de sopas y salsas.

Un empleo económicamente más importante de las algas rojas se basa en la presencia de ciertos ficocoloides. Existe un cierto número de estas sustancias entre las cuales las mejor conocidas son el funori, la carragenina y el agar. El funori, que se obtiene a partir de *Gloiopeltis*, es una cola soluble en agua. Se emplea en la preparación de ciertas pinturas al agua, como adhesivo en peluquería y como almidón para el apresto. Respecto al almidón, presenta la ventaja de mantener un cierto grado de flexibilidad una vez seco.

La carragenina es un extracto mucilaginoso que se extrae principalmente de *Chondrus crispus*, de la costa atlántica de Norteamérica. Lo empleaban al principio los habitantes de Irlanda del Norte, que se limitaban a envolver el alga en un paño y a hervirla en agua. El extracto así obtenido era saborizado, enfriado y cuando la mezcla había cuajado firmemente se empleaba como postre con el nombre de blanc mange. La carragenina extraída comercialmente se emplea todavía como almidón de un modo muy parecido. Se emplea también en la industria de la alimentación, como agente estabilizador o espesante, en la elaboración de leche con cacao, queso, cremas heladas y gelatinas comestibles; también se emplea para la elaboración de cosméticos, insecticidas pulverizables y pinturas al agua.

El agar es seguramente la sustancia más ampliamente empleada y el producto más interesante desde el punto de vista económico que se obtiene a partir de las algas rojas. En Japón se conoce desde 1760 y, antes de la Segunda Guerra Mundial se producía casi exclusivamente a partir de *Gelidium*. Aunque todavía es Japón el primer productor de esta sustancia, el agar puede obtenerse actualmente en cantidades comerciales a partir de un cierto número de especies que crecen en diversos países, entre los cuales Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, Estados Unidos y Rusia. El agar tiene muchas de las propiedades físicas de la gelatina animal, pero, químicamente, se trata de una sustancia totalmente distinta. Presenta ciertas ventajas sobre la gelatina, especialmente el mantenerse cuajado a temperaturas mucho más elevadas que aquella. El agar tiene muchos de los usos de la carragenina y muchos otros. Se emplea ampliamente en microbiología para la preparación de medios de cultivo. Es una útil sustancia terapéutica para combatir los trastornos intestinales, puesto que se convierte en una materia que

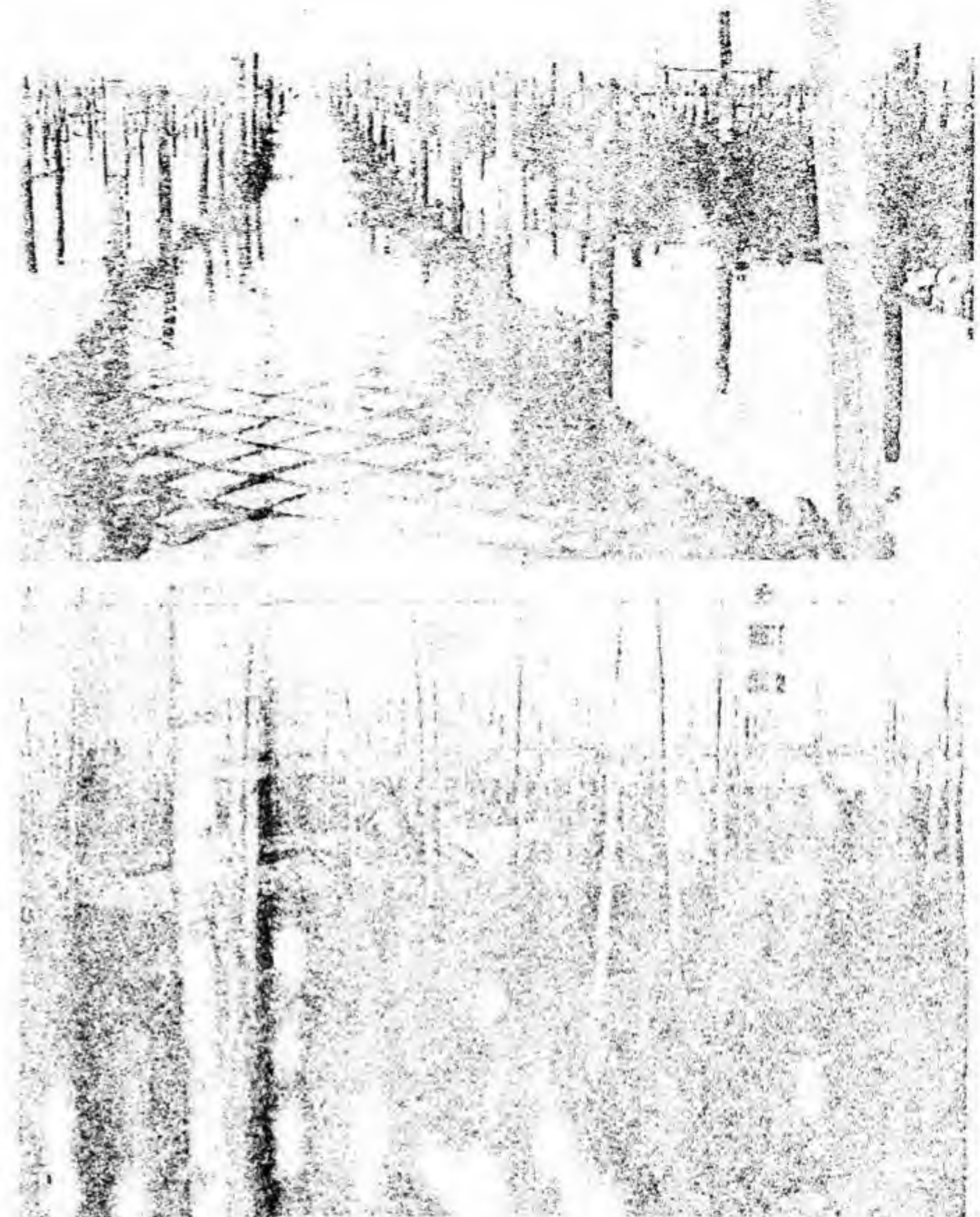


FIGURA 12-22 Cultivo del nori en la Bahía de Tokio, Japón: A, red (parcialmente sumergida) suspendida de estacas de bambú, y con las cuerdas cubiertas por el crecimiento de plantas de *Porphyra*; B, un "pescador" japonés, durante la manoja baja, cobrando las redes emergidas con las plantas de *Porphyra*. (Fotografías de A. Miura, cedidas por S. Ueda, Botanical Laboratory, Tokyo University of Fisheries.)

ocupa mucho volumen y que puede absorber y retener agua a la vez que actúa como un laxante suave. Se emplea también para fabricar cápsulas para administrar anestésicos, sulfamidas, vitaminas y otras sustancias para las que se desea obtener una lenta liberación del medicamento en un punto situado más allá del estómago. Se emplea también como material para obtener moldes dentales. En ciertos tipos de pan para los diabéticos, el agar sustituye al almidón; sin embargo, el agar

en sí mismo no es bueno para el consumo humano, no puesto que es relativamente indigerible.

FLUORESCENCIA

Aunque algunas de las algas rojas han dejado excelentes restos fósiles, el alga del grupo en conjunto es muy reciente y, según parece, muy antiguo. Algunos biólogos creen que las

algas rojas han tenido su origen probablemente durante la era arqueozoica. Las algas rojas fósiles son bien conocidas del período cretácico en adelante, pero se dispone de pocos fósiles de ellas procedentes del Triásico. Otras formas calcáreas más o menos dudosas, consideradas como algas rojas por algunos paleobotánicos, han sido halladas en el período ordovícico. La mayor parte de los fósiles corresponden a especies incrustadas de carbonato cálcico, del tipo de las algas coralinas. Es completamente seguro que las algas coralinas incrustantes, como *Lithothamnium*, tenían tanta importancia en la edificación de arrecifes en períodos pasados como la tienen en la actualidad.

Las algas rojas son tan distintas en muchos aspectos, que deben ser consideradas como taxonómicamente muy alejadas de los demás grupos de algas. Debido a que tanto en los rodófitos como en los cianófitos se encuentran pigmentos ficobilínicos, se ha sugerido la posibilidad de que las algas azules puedan haber originado algunos

tipos de algas rojas sencillas y no sexuales. Este origen podría haber conducido a las bangiofícidas, algunas de las cuales no parecen tener reproducción sexual; asimismo, las floridofícidas pueden haber evolucionado partiendo de algún prototipo de bangiofícidas provisto de reproducción sexual. La presencia ocasional de clorofila *d* en las algas rojas y su ausencia en las algas azules no apoya necesariamente la hipótesis de su origen a partir de las algas azules; sin embargo, la naturaleza de la clorofila *d* es indiscutible. Por otra parte, el almidón de florídeas de las algas rojas se considera como íntimamente relacionado con el almidón de cianofíceas de las algas azules, lo cual presta apoyo a esta hipótesis. El parecido entre los procesos de reproducción sexual de algunas de las floridofícidas y los de ciertos hongos ascomicetes ha conducido a algunos botánicos a apuntar la posibilidad de que los hongos puedan haber descendido de algún antecesor perteneciente a las algas rojas.

BIBLIOGRAFIA

- Drew, K. M., "Rhodophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 167-191.
- "Reproduction in the Bangiophycidae". *Bot. Rev.*, 22: 553-611 (1956).
- Fan, K., "Morphological Studies of the Gelidiales". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 31: 315-368 (1961).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press (1945). Págs. 397-767.
- Hommersend, M. H., "The Morphology and Classification of Some Ceramiales and Rhodomelaceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 35: 165-366 (1963).
- Johnson, J. H., "The Algal Genus *Lithothamnion* and its Fossil Representatives". *Quart. Colorado School Mines*, 57(1) (1962).
- Kylin, H., *Die Gattungen der Rhodophyceen*. Lund, Sweden: Gleerup Förlag (1956).
- Norris, R. H., "Morphological Studies on the Kallymeniaceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 28: 251-334 (1957).
- Scagel, R. F., "A Morphological Study of Some Dorsiventral Rhodomelaceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 27: 1-108 (1953).
- Smith, G. M., *Marine Algae of the Monterey Peninsula, California*. Palo Alto, Calif.: Stanford University Press (1944). Págs. 159-381.
- *Cryptogamic Botany*, 2ª ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 291-343.
- Sparling, S. R., "The Structure and Reproduction of Some Members of the Rhodymeniaceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 29: 319-396 (1957).
- Taylor, W. R., *Marine Algae of the Northeastern Coast of North America*, 2ª ed. Ann Arbor: University of Michigan Press (1957). Págs. 200-347.
- Wagner, F. S., "Contributions to the Morphology of the Delesseriaceae". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 27: 279-346 (1954).

13

DIVISIÓN XANTÓFITOS

Hasta hace poco, los miembros de esta división (*xantófitos*) se han venido considerando como parte integrante de los crisófitos. Sin embargo, actualmente se considera que las diferencias en su dotación de pigmentos y de flagelos son suficientemente significativas como para situar a las algas verdeamarillentas (*xantofíceas*) en una división con afinidades más próximas a los clorófitos. También será tratada por separado una clase de posición sistemática incierta, la de las cloromonadofíceas. El número de géneros de este grupo de formas flageladas verdes es muy pequeño, y se dispone de poca información sobre ellos. Se requieren nuevas investigaciones sobre los cloromonodinos para poder establecer sus afinidades con los otros grupos de algas.

CLASE XANTOFICEAS (Algas verdeamarillentas)

Más de 75 géneros con unas 400 especies se incluyen dentro de la clase xantofíceas. Viven predominantemente en las aguas dulces, y también en suelo, aunque existen unas pocas especies marinas.

ESTRUCTURA CELULAR

Poco se sabe referente a los componentes de la pared celular de las xantofíceas. Sin embargo, los materiales principales que la

componen son celulosa y sustancias pécticas, que en algunos casos están impregnadas de sílice. En algunas especies la pared celular está formada por dos mitades iguales o desiguales encajadas dentro de la célula, y en situación parietal se encuentran de uno a varios cloroplastos discoidales de bordes lisos, verdes o verdeamarillentos (fig. 13-1). El pigmento verde principal es la clorofila *a*. La presencia exclusiva de clorofila *e* citada en este grupo es posiblemente sólo un resultado de las técnicas de extracción. Los pigmentos carotenoides que enmascaran hasta cierto punto el pigmento verde son β -caroteno y por lo menos tres xantofilas no identificadas. Asociadas con el cloroplasto en algunos géneros puede haber estructuras parecidas a los pirenoides pero probablemente no están relacionadas con la acumulación de alimentos de reserva. El polisacárido laminarina, presente en los feófitos y en los crisófitos, es probablemente la principal sustancia de reserva de los xantófitos. Al no contener almidón, el cloroplasto presenta los bordes lisos; por ello puede distinguirse del cloroplasto granular de los clorófitos. En unos pocos géneros se encuentra sitosterol, un lípido, ya sea solo, ya junto con la crisolaminarina. Se sabe muy poco acerca de las sustancias de reserva de las xantofíceas.

El núcleo tiene de uno a varios nucléolos. La mayoría de los géneros son uninucleados, pero unos pocos presentan un talo multinucleado, cenocítico (fig. 12-2 E). Puede haber también un vacúolo central. La mayoría de los miembros de esta clase parecen ser autotróficos. Unas pocas especies incolores y heterotróficas son saprofitas o fagotróficas. Se han descrito especies pigmentadas capaces de ingerir partículas alimenticias. Una vez más, nos encontramos con que se han dedicado excesivamente pocas investigaciones a las exigencias nutricionales de las algas verdeamarillentas.

MOVIMIENTO

En las especies móviles o en las fases móviles de las especies no nadadoras, las células presentan dos flagelos desiguales insertos anteriormente (fig. 13-1 G). El término heteroconto se aplica a esta disposición desigual, y por ello, las xantofíceas se denominan también heterocontas. El flagelo más corto, que puede estar dirigido hacia atrás en forma de timón, es de tipo liso, mientras que el flagelo más largo está dirigido hacia delante y

normalmente es barbulado, con una doble fila de mastigonemas. El flagelo mayor se considera el agente de la propulsión hacia delante. En unos pocos casos se han citado células uniflageladas. Sin embargo, es posible que en estos casos se haya pasado por alto la presencia de un segundo flagelo muy corto. En el género *Vaucheria*, se produce una zoóspora multinucleada y pluriflagelada de gran tamaño. Los flagelos se hallan implantados a pares sobre ella, con uno de los componentes de cada par ligeramente más largo que el otro. Se considera que esta zoóspora es una estructura compuesta integrada por muchas unidades heterocontas típicas (fig. 13-3 D, G, H). El espermatozoide de *Vaucheria* presenta la dotación flagelar heteroconta típica (fig. 13-4 I, J).

DIVERSIDAD MORFOLOGICA

La mayoría de los géneros de xantofíceas comprenden especies unicelulares e inmóviles entre las que cabe citar *Chloridella*, que es libremente flotante (fig. 13-1 I); *Characiopsis*, que es fija (fig. 13-1 D, E); y *Ophiocytium*, que es flotante o fija (fig. 13-1 B, C). La diversidad morfológica es parecida a la de las dinofíceas (cap. 9), crisofíceas (cap. 10), y las clorofíceas (cap. 15), aunque en las xantofíceas hay menos representantes de cada tipo. Entre las especies unicelulares, móviles y biflageladas, se incluyen las que poseen un delicado periplasto como *Xanthophycomonas* y *Heterochloris* (fig. 13-1 F, G), o con una lórica como *Pseudomicrospora* (fig. 13-1 A). Se conocen también unas pocas especies unicelulares ameboides como *Rhizochloris* (fig. 13-1 H), así como colonias palmeloides como *Mischococcus* y *Chlorosaccus* (fig. 13-2 C, D). Las algas verdeamarillentas más abundantes son las filamentosas, libres o fijas, no ramificadas, como *Tribonema* (fig. 13-2 B), y las cenocíticas y multinucleadas como *Botrydium* (fig. 13-2 A) y *Vaucheria* (fig. 13-2 E).

REPRODUCCION

El principal tipo de reproducción es la división celular, pero pueden originarse también diversos tipos de esporas. Las zoósporas y aplanósporas son producidas en número de una en cada célula, o bien el protoplasto puede dividirse para producir varias esporas. Cada zoóspora tiene los flagelos desiguales característicos de las

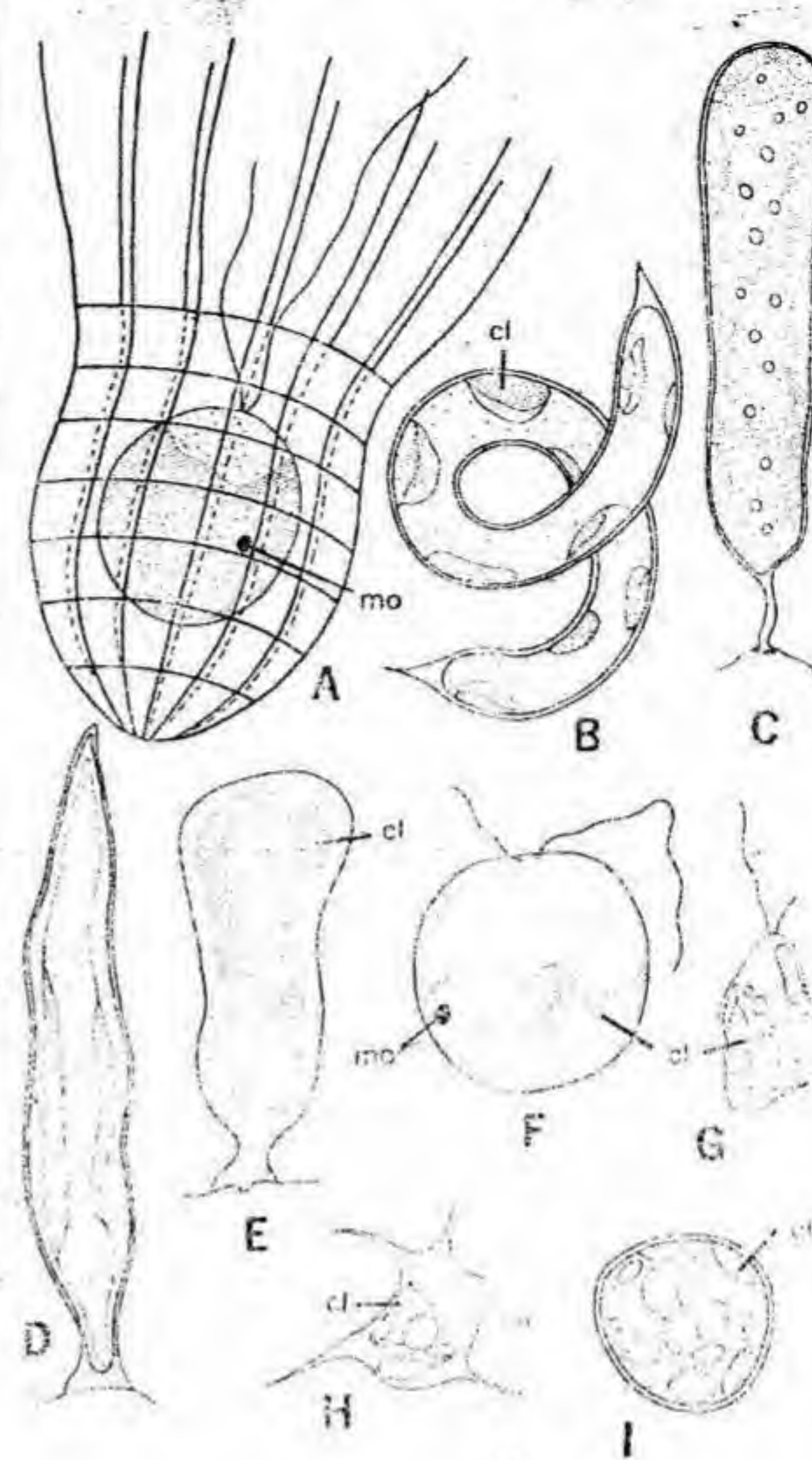


FIGURA 13-1 Diversidad morfológica de las xantofíceas. A, F, G, formas móviles: A, *Pseudomicrospora*, x 3300; F, *Xanthophycomonas*, x 2150; G, *Heterochloris*, x 560. B-E, I, formas sésiles: B, C, dos especies de *Ophiocytium*; B, x 500; C, x 235. D, E, dos especies de *Characiopsis*; D, x 2260; E, x 1800. I, *Chloridella*, x 940. H, forma ameboides (*Rhizochloris*, x 830). cl, cloroplasto; mo, mancha ocular. (G, H, según Pascher, en Rabenhorst, con permiso de la Akademische Verlagsgesellschaft, Geest y Portig K.-G., Leipzig.)

xantofíceas (fig. 13-3 C, F), aunque las de *Vaucheria* constituyen una excepción (fig. 13-3 D). Algunos géneros pluricelulares también pueden multiplicarse por fragmentación. Pueden formarse cistes endógenos con dos mitades que encajan una dentro de otra (fig. 13-3 B), así como estatósporas parecidas a las de crisofíceas (fig. 13-3 E). En algunos géneros, la totalidad de la célula puede almacenar sustancias de reserva y

segregar una gruesa pared formando así un acinetos (fig. 13-3 A).

La reproducción sexual no está muy extendida en este grupo, aunque es normal en algunos géneros. En *Tribonema* es isógama, isógama o anisógama en *Botrydium* (fig. 13-4 A, F) y oógama en *Vaucheria* (fig. 13-4 G, H). En las especies dulciacuícolas estudiadas, parece ser que la meiosis se realiza en el momento de la germinación del cigoto.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Las algas verdeamarillentas están ampliamente distribuidas, aunque son relativamente inconspicuas y predominan en las aguas dulces. Se conocen unas pocas especies marinas, algunas de las cuales son muy abundantes. La clase es probablemente más importante en el mar de lo que nos parece actualmente, puesto que el nanoplankton no está bien conocido. Una especie, el género *Ostreobium* vive sobre la concha de los moluscos marinos muertos. En el hábitat dulciacuícola son especialmente frecuentes en las aguas estancadas, en donde aparecen algunas veces en forma de espumas sobre los estanques, llegando en ocasiones a producir floraciones densas (blooms). En regiones alpinas, muchos de los pequeños charcos parecen presentar abundancia de xantofíceas; sin embargo, la mayor parte de ellas resultan ser delicadas y no son fáciles de recolectar y de conservar. *Tribonema* (fig. 13-2 B), comprende algas filamentosas que pueden encontrarse formando densas masas que flotan libremente, en general en aguas frías, en primavera. Algunas xantofíceas se encuentran sobre la superficie del suelo húmedo o sobre el limo en proceso de desecación, como es el caso de *Botrydium* (fig. 13-2 A), o crecen sobre troncos de árboles, paredes húmedas o entremezcladas con musgos y hepáticas. Muchas especies viven en forma epifítica sobre la superficie de algas mayores y de otras plantas acuáticas.

IMPORTANCIA Y USOS

Si bien los miembros de este grupo no tienen una importancia directa para el hombre, son también componentes esenciales del fitoplancton de las aguas dulces y marinas como productores primarios. Como se ha hecho notar anteriormente, su importancia como componentes del poco

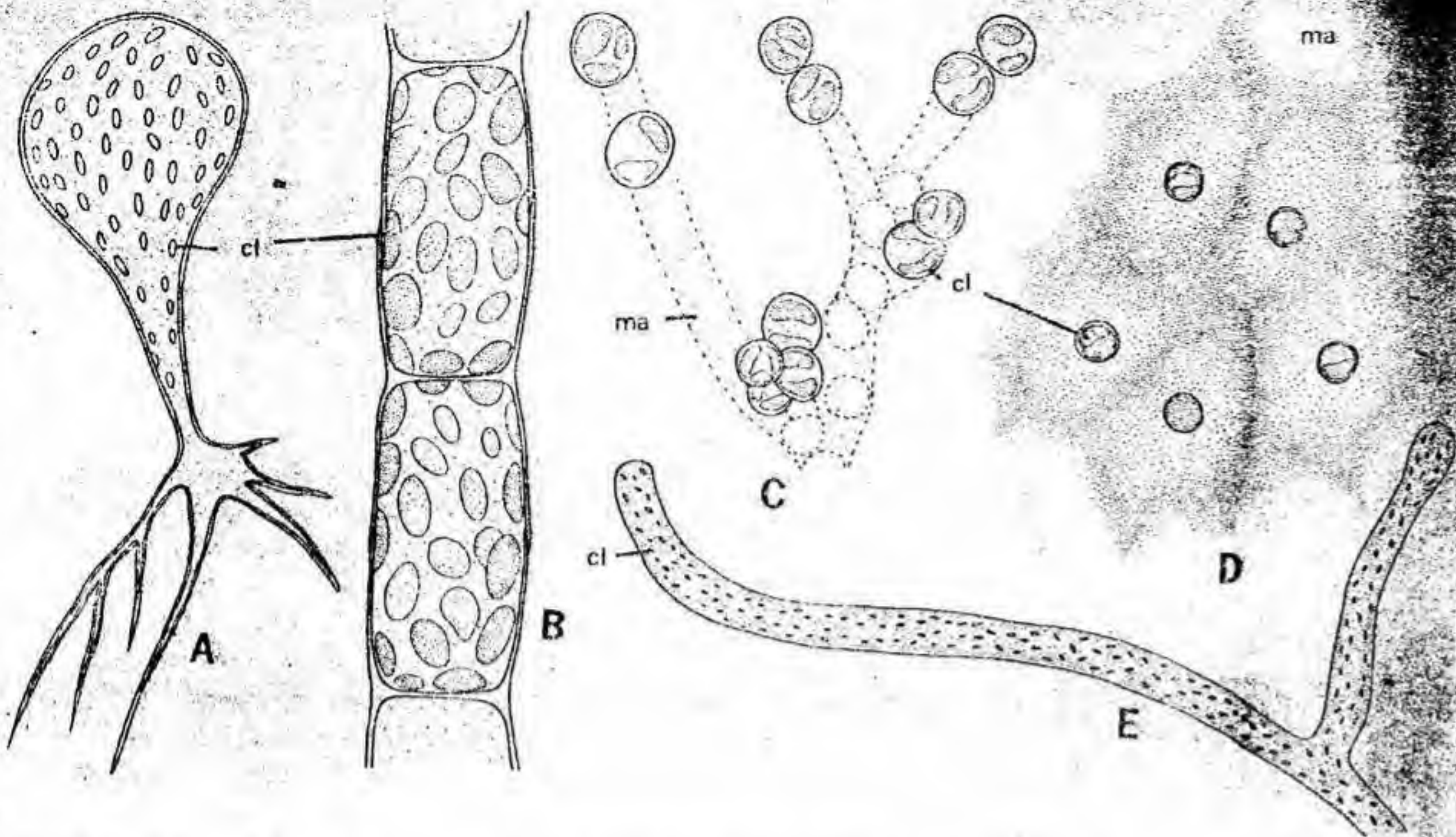


FIGURA 13-2 Diversidad morfológica de las xantofíceas. A, E, formas cenosíticas: A, *Botrydium*, X 250; E, *Vaucheria*, X 60. B, una forma filamentosas con las paredes formadas por dos mitades encajadas (*Tribonema*, X 915). C, D, formas palmeloides con matriz mucilagínosa (ma): C, *Mischococcus*, X 855; D, *Chlorosaccus*, X 650. cl, cloroplasto.

conocido nanoplancton marino es aún desconocida.

FILOGENIA

Las relaciones de esta clase con la de las crisofíceas son más bien distantes. Sin duda alguna presentan afinidades con los grupos animales flagelados. También la diversidad morfológica paralela que encontramos en las xantofíceas, crisofíceas, dinofíceas, y —como veremos después— en las clorofíceas, es bastante sorprendente. Estos parecidos en la forma semejan indicar que en estos grupos se ha realizado una evolución paralela, posiblemente a partir de algún grupo ancestral común. En cada uno de estos grupos se da una secuencia desde formas simples unicelulares, móviles (y no móviles), hasta tipos coloniales (no filamentosos y filamentosos). En los casos en que encontramos en este grupo reproducción sexual, podemos observar un paso parecido desde la isogamia pasando por la anisogamia, hasta llegar a la oogamia.

Debido a su delicada constitución este grupo de algas ha contribuido poco al registro fósil. La

presencia de sílice en las paredes de algunas especies indica que algunas de ellas deberían de haber quedado fosilizadas. Sin embargo, los datos de que se dispone actualmente referentes a la historia de las xantofíceas son escueros.

CLASE CLOROMONADOFICEAS (Cloromonadinos)

Este grupo de flagelados unicelulares con aspecto de algas está muy poco conocido. Se trata de un pequeño grupo con menos de una docena de géneros, normalmente agrupados en un solo orden. Las afinidades entre los cloromonadinos y las demás algas no están claras. Se les ha relacionado con las criptofíceas o bien, como en este texto, con las xantofíceas. Es posible que muchas de las pequeñas especies flageladas raras que hasta ahora han sido consideradas como clorofíceas pertenezcan en realidad a este grupo. De todas las especies incluidas aquí no hay ninguna que haya sido objeto de un estudio completo y no es mucho lo que se sabe acerca de este grupo en conjunto.

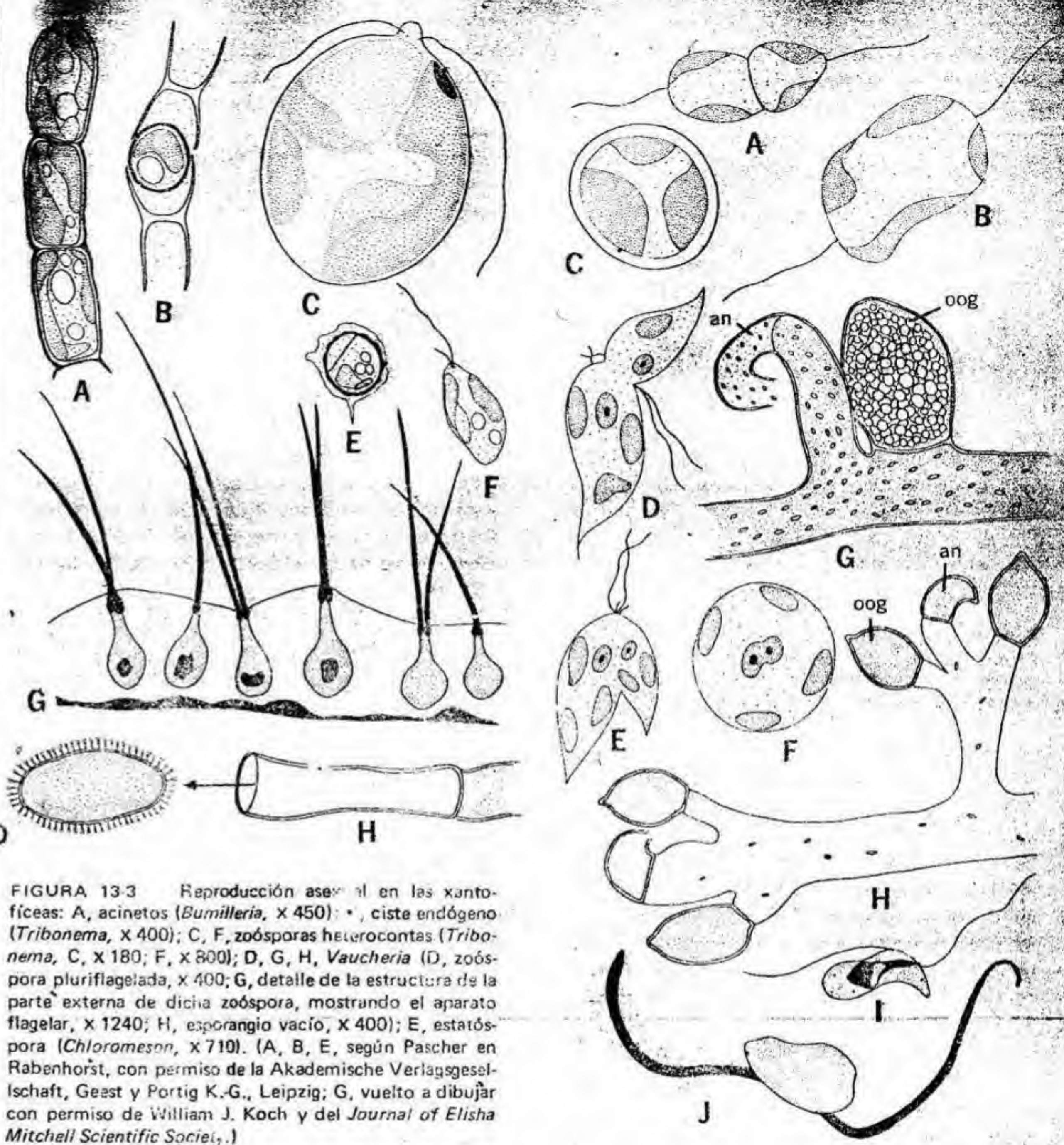


FIGURA 13-3 Reproducción asexual en las xantofíceas: A, acinetos (*Bumilleria*, X 450); B, ciste endógeno (*Tribonema*, X 400); C, F, zoósporas heterocontas (*Tribonema*, C, X 180; F, X 800); D, G, H, *Vaucheria* (D, zoóspora pluriflagelada, X 400; G, detalle de la estructura de la parte externa de dicha zoóspora, mostrando el aparato flagelar, X 1240; H, esporangio vacío, X 400); E, estatós-pora (*Chloromeson*, X 719). (A, B, E, según Pascher en Rabenhorst, con permiso de la Akademische Verlagsgesellschaft, Geest y Portig K.-G., Leipzig; G, vuelto a dibujar con permiso de William J. Koch y del Journal of Elisha Mitchell Scientific Society.)

ESTRUCTURA CELULAR

La célula es relativamente grande (de 50 a 100 micras) para un organismo flagelado. Es desnuda, rodeada por un delicado periplasto, y su forma es plástica. Observada lateralmente puede tener una forma más o menos circular, pero normalmente es comprimida; con frecuencia existe un surco longitudinal sobre una de las superficies (fig. 13-5 B). En el interior existe un gran núcleo

FIGURA 13-4 Reproducción sexual en las xantofíceas: A-C, isogamia (*Botrydium*, X 145); D-F, anisogamia (*Botrydium*, X 1500); G, H, oogamia (dos especies de *Vaucheria*; G, X 145; H, X 135); I, J, espermatozoide de *Vaucheria* I, X 1240; J, X 2030 (J, tenido con objeto de visualizar los mastigonemas del flagelo corto anterior). an, anteridio; oog, oogonio. (A-C según Rosenberg, "Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Botrydium granulosum*", Österreichische Botanische Zeitschrift, 1930; I, J, vuelto a dibujar con permiso de William J. Koch y del Journal of Elisha Mitchell Scientific Society; D-F, según Moewus, con permiso de Biologische Zentralblatt, VEB Georg Thieme, Leipzig.)

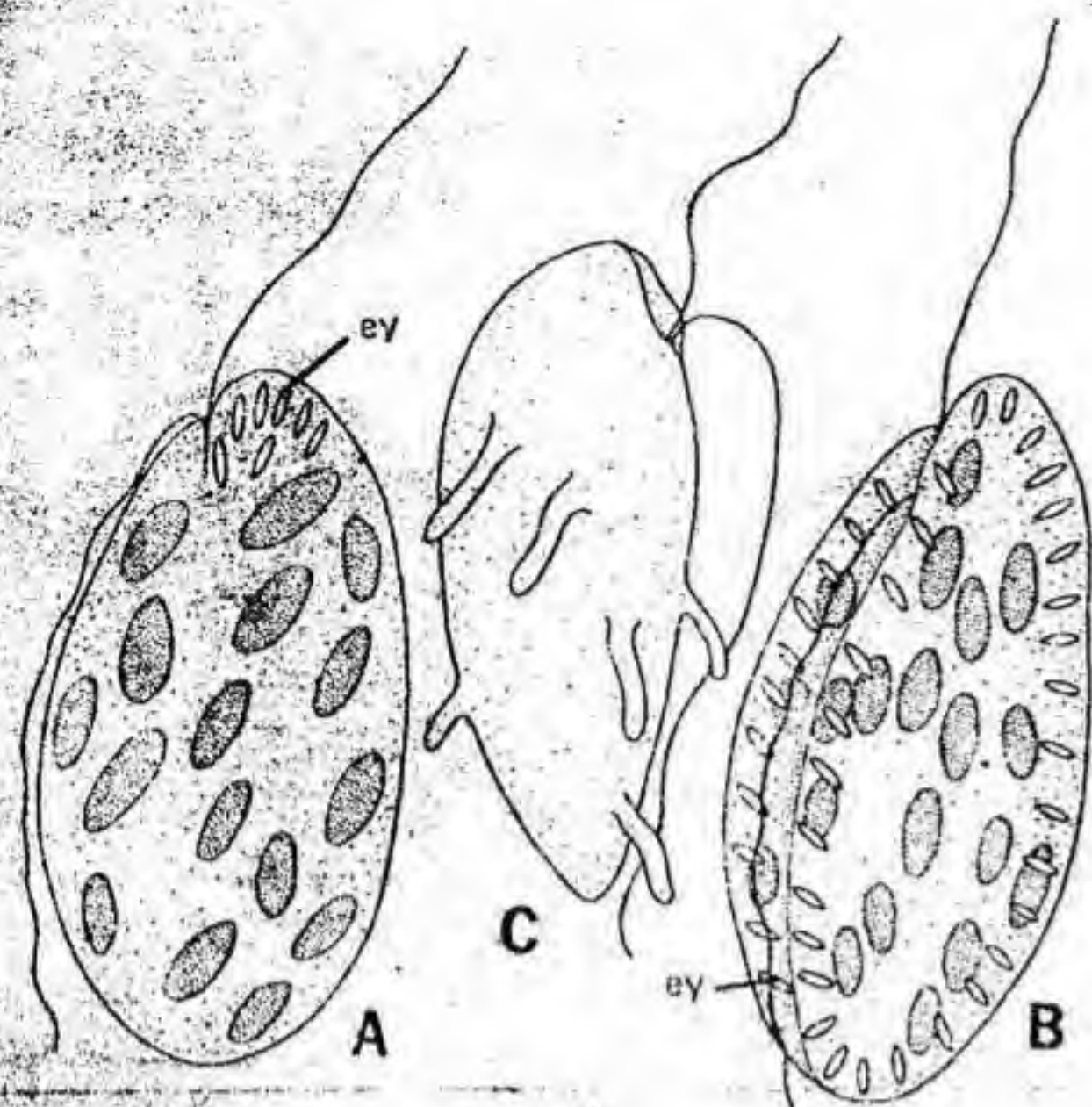


FIGURA 13-5 Diversidad morfológica de las cloromonadofíceas: A, B, especies fotosintetizadoras de *Goniosomonas* (A, con área limitada de eyectosomas (ey), X 450 y B, con eyectosomas bajo toda la superficie de la célula, y surco en la parte izquierda X 550); C, *Rickertia*, forma no sintetizadora provista de pseudópodos, X 540.

localizado en la parte central. Sobre la superficie aplanada (ventral) se encuentra una invaginación en donde se insertan los flagelos. En muchos de los géneros existen eyectosomas (tricocistes) en la parte periférica del citoplasma, ya sea en toda la célula (fig. 13-5 B) o en regiones localizadas (fig. 13-5 A). Estos orgánulos sensitivos son disparados con frecuencia en forma de finos filamentos, cuando el organismo es inquietado.

Normalmente la célula posee dos flagelos en posición anterior con el flagelo nadador (probablemente del tipo barbulado) dirigido hacia delante, y el otro (del tipo liso) dirigido hacia atrás. Los flagelos pueden tener la misma longitud o ser ligeramente desiguales. Con frecuencia el flagelo posterior es delicado y difícil de distinguir. Normalmente, cerca del surco longitudinal se encuentran uno o más vacúolos contráctiles, mientras que no puede distinguirse ninguna mancha ocular. Son bien visibles numerosos cloroplastos pequeños y discoidales de color verde brillante o verdemarfilento. El complejo de pigmentos no está bien conocido, pero abundan las xantofilas.

Es especialmente probable que la clorofila *a* y β -caroteno estén también presentes. Faltan en cambio los pirenoides y estructuras parecidas. Las reservas alimenticias se guardan en forma de diminutas gotitas de grasas, nunca en forma de almidón. Se conocen unas pocas formas incolores, como *Rickertia* (fig. 13-5C), que ingieren partículas alimenticias, a menudo por medio de pseudópodos.

REPRODUCCION

La reproducción vegetativa se realiza por división celular longitudinal. En ocasiones las células quedan en un estado de inmovilidad temporal, los flagelos se pierden y la célula se redondea segregando una pared mucilaginosa. Mediante sucesivas divisiones celulares de este tipo se producen extensas colonias palmeloides incluídas en una copiosa matriz mucilaginosa. También se forman cistes esféricos cuando las células se redondean y segregan una pared resistente.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

Los cloromonadinos se encuentran tanto en las aguas dulces como en los hábitats marinos. Raramente son abundantes, aunque el género marino *Horniiella* ha llegado a provocar la muerte en masa de peces en una región del Océano Índico. Las especies dulciacuícolas aparecen con frecuencia en el limo y, según parece, son más frecuentes en las aguas en donde existe una gran abundancia de plantas acuáticas superiores.

FILOGENIA

Algunos autores han considerado a los cloromonadinos como una clase de pirrófitos íntimamente relacionada con las criptofíceas. Sin embargo, los cloromonadinos parecen estar más íntimamente relacionados con las xantofíceas, debido al abundante contenido de xantofila y a poseer reservas alimenticias en forma de aceite. Su estructura celular, y en particular la presencia de invaginación flagelar y de tricocistes, es mucho más compleja que la de las xantofíceas. Hasta que este grupo no sea estudiado con mayor profundidad y que la composición del complejo pigmentario no sea mejor conocida, las cloromonadofíceas deben considerarse como de relaciones

inciertas y de dudosa posición entre los xantofíceos. Los actuales estudios del nanoplankton muestran que varias especies de algas verdes carecen de la clorofila *b* y del almidón característicos de

las clorofíceas. Con el mayor refinamiento logrado en los procedimientos de cultivo es ahora posible estudiar estas especies, de modo que sus relaciones sean pronto mejor conocidas.

BIBLIOGRAFIA DE LAS XANTOFICEAS

- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 470-506.
- "Chrysophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 84-86.
- Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Part 2(1). En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1941). Págs. 304-356.
- Pascher, A., *Heterokontae*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 11. Jena: G. Fischer (1925). Págs. 1-118.
- *Heterokonten*. En Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*, 2.^a ed. Vol. 11. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1939).
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 166-184.
- Venkataraman, G. S., *Vaucheriaceae*. Nueva Delhi: Indian Council Agric. Res. (1961).

BIBLIOGRAFIA DE LAS CLOROMONADOFICEAS

- Huber-Pestalozzi, G., *Chloromonadinen*. En Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 3. Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1950). Págs. 79-93.
- Pascher, A., *Chloromonadinae*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 2. Jena: G. Fischer (1913). Págs. 175-181.

DIVISIÓN EUGLENÓFITOS

Se conocen aproximadamente 25 géneros y 450 especies de algas y de organismos con ellas relacionados que se incluyen dentro de esta división (*euglenófitos*). La mayor parte de estos géneros son unicelulares y flagelados; muy pocos son sésiles. Este grupo se considera como uno de los más primitivos entre los flagelados y sus especies presentan características tanto vegetales como animales. Sólo se distingue en ellos una sola clase, euglenofíceas.

ESTRUCTURA CELULAR

La célula carece de pared celular firme; el protoplasto se halla encerrado en una membrana denominada periplasto o película. Esta membrana puede ser muy flexible, con un contorno celular plástico como ocurre en *Euglena* (figs. 14-1 C; 3 A-E); se dice que este tipo de célula presenta metabolia o que es *metábola*. O bien el periplasto puede ser más rígido, surcado por delicadas estrias diagonales o longitudinales como en *Phacus* (fig. 14-1 D). En unas pocas especies, como en las de *Trachelomonas* (fig. 14-1 A), la célula está encerrada en una lórica resistente y provista de un solo flagelo que sale de ella. En *Euglena* la película está formada por un sistema de anillos submicroscópicos semirígidos que probablemente se deslizan uno sobre el otro como los anillos de un vaso plegable (fig. 14-2A). Estos anillos están separados entre sí por una membrana no celulósica.

En el extremo anterior de la célula móvil existe normalmente una invaginación o cripta con una estrecha porción tubular y una

porción posterior más dilatada denominada depósito (fig. 14-1 B, C, E). De la base de dicho depósito parten los flagelos, que salen libremente por la parte tubular. En algunos de los géneros incoloros, como en *Peranema* (fig. 14-1 E), existen estructuras cilíndricas dispuestas paralelamente al eje longitudinal de la cripta. Estos organismos cilíndricos o varillas faríngeas, tienen seguramente alguna actividad relacionada con la ingestión de alimentos. Sin embargo, su presencia no es esencial para especies que ingieren sustancias en forma de partículas.

En general el flagelo es barbulado y provisto de mastigonemas unilaterales. En algunas especies uniflageladas, la parte basal del flagelo (en el interior de la cripta) es bifurcada (fig. 14-1 B, C). En muchas especies encontramos dos flagelos en el interior de la cripta; sin embargo, uno de ellos es rudimentario, y a lo sumo llega a emerger justo fuera de dicha cripta. Se considera que el segundo flagelo actúa como timón, mientras que el primero es un órgano locomotor. Sobre los flagelos de algunos euglenófitos se observa claramente un hinchamiento, denominado cuerpo paraflagelar o fotorreceptor; se ha puesto de manifiesto que se encuentra dentro de la membrana flagelar.

Cerca del punto de inserción de los flagelos se encuentra una mancha ocular roja, que se cree es sensible a la luz. No siempre está presente, aunque en general es claramente visible en las especies fotosintetizadoras. Las micrografías electrónicas ponen de manifiesto que la estructura fina de dicho orgánulo está formada por numerosos gránulos estrechamente empaquetados. Estos gránulos, de 100 a 300 milimicras de diámetro, forman un mosaico (fig. 14-2 B). La mancha ocular no parece encontrarse en el interior de la membrana del cloroplasto, como ocurre en las algas verdes (cap. 15).

Localizado en el centro de la célula se encuentra con frecuencia un núcleo típico provisto de uno o más nucléolos. La división mitótica de los cromosomas es parecida a la de las demás algas y su número ha podido ser contado. En algunos euglenófitos ha podido demostrarse la presencia de orgánulos complejos, que forman una íntima conexión entre el núcleo, el sistema vacuolar y los flagelos. En la base del flagelo puede existir otro orgánulo, el blefaroplasto, que puede establecer conexión con el núcleo por un delgado filamento citoplasmático. Este tiene en su extremo nuclear otro orgánulo, el centríolo, típico de la mayoría de las células animales.

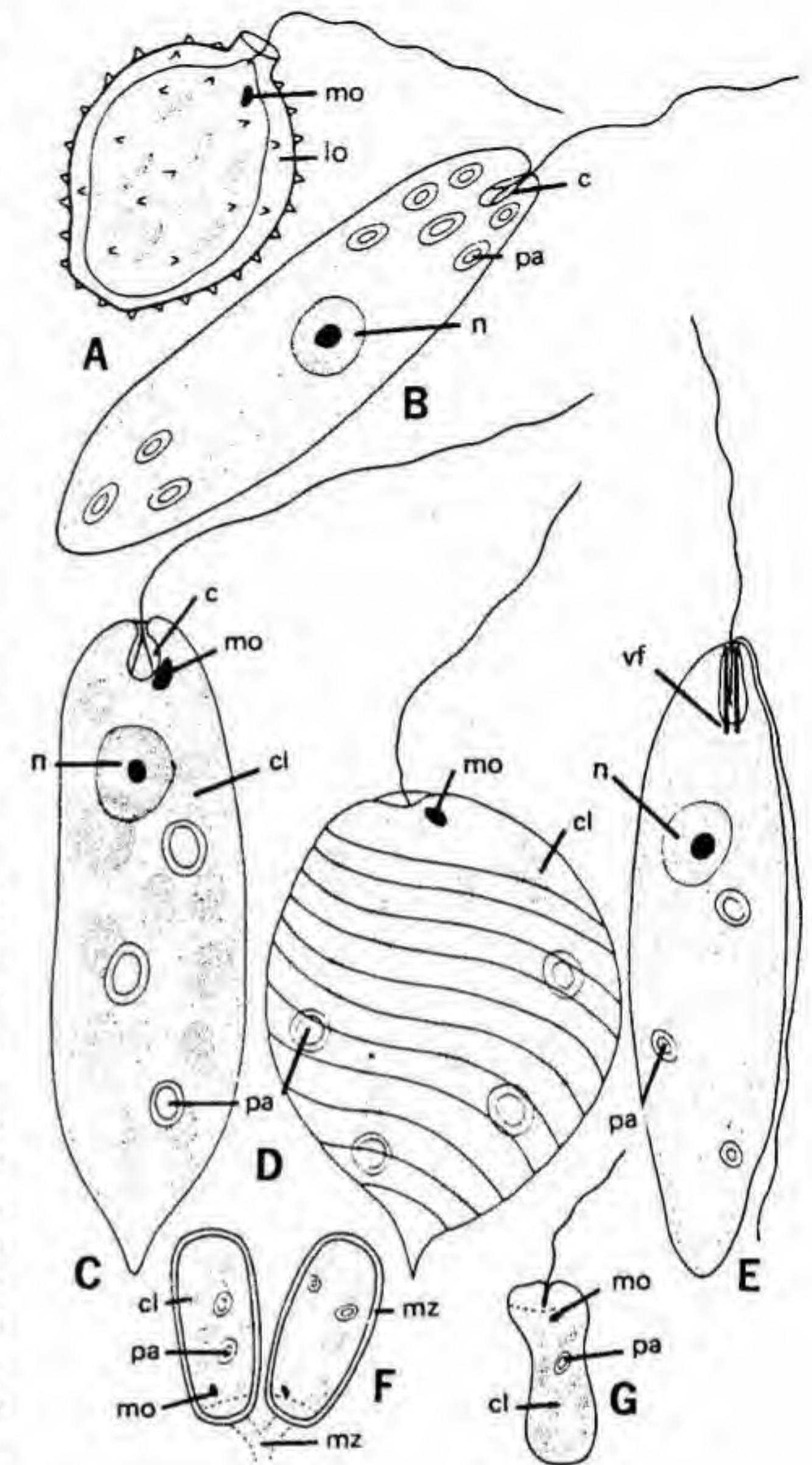


FIGURA 14-1 Diversidad morfológica de los euglenófitos. A-E, formas móviles: A, *Trachelomonas* con lórica (lo), x 1000; B, *Astasia*, x 1915; C, *Euglena*, x 1550; D, *Phacus*, x 155; E, *Peranema*, x 1485. F, G, una forma fija, *Colacium*: F, fase vegetativa con matriz (mz), x 800; G, zoóspora, x 530. cl, cloroplasto; mo, mancha ocular; c, cripta; n, núcleo; vf, varillas faríngeas; pa, paramilo.

Las euglenofíceas comprenden tanto especies verdes (fig. 14-1 A, C, D, F, G) como incoloras (fig. 14-1 B, E). Muchos de los géneros incoloros son idénticos a otros géneros pigmentados, con la excepción de la ausencia de cloroplastos y de manchas oculares. En las especies pigmentadas se encuentran numerosos cloroplastos de color verde brillante regularmente distribuidos en el seno del citoplasma. Con frecuencia estos cloroplastos son

especialmente abundantes en la parte posterior de la célula. Su ultraestructura corresponde a una serie de dos a cinco laminillas apretadas parecidas a los granos en fase de desarrollo existentes en los cloroplastos de las plantas superiores. Dichos pares forman una serie de bandas que descansan sobre una sustancia irregularmente granulosa, la matriz (fig. 14-2 C). En algunos existe un pirenoide central que se extiende por toda la anchura del cloroplasto y parece poseer una matriz más densa que el mismo cloroplasto (fig. 14-2 C).

Los pigmentos existentes en este grupo son básicamente clorofila *a* y *b*. El principal caroteno es el β -caroteno y entre las xantofilas se encuentran dos de ellas ya conocidas de los clorófitos: astaxantina y neoxantina; a ellas hay que agregar la anteraxantina que es exclusiva de las euglenofíceas. No han sido analizados todavía los demás carotenoides que contienen. Varios euglenófitos, entre los cuales cabe incluir algunas especies de *Euglena*, contienen con frecuencia numerosos gránulos rojos denominados de hematocromo. Este es en realidad el carotenoide astaxantina, conocido antiguamente como euglenarrodon.

Parte de los euglenófitos son verdaderamente autotróficos. Sin embargo, muchas de las especies pigmentadas son auxotróficas. Los euglenófitos no pigmentados son heterótrofos obligados y pueden llegar a ser fagotróficos. Algunos de los pigmentados son heterótrofos facultativos (o mixótrofos).

La reserva alimenticia típica se encuentra en forma de un polisacárido insoluble, el paramilo. Este se almacena en forma de pequeños gránulos de tamaño variable. En las formas pigmentadas puede estar libre en el citoplasma o adyacente al cloroplasto, pero no revestido por ningún tipo de membrana (fig. 14-2 A, C). Cuando se encuentra un pirenoide, los gránulos de paramilo pueden estar íntimamente asociados con él, aunque no en el interior de la membrana. Suele haber gotitas de grasa dentro del citoplasma.

Alrededor del depósito aparecen vacúolos contráctiles: vacían su contenido en otro mayor que se vacía a su vez en el depósito. Algunos creen que el depósito es también un vacúolo y que los depósitos más pequeños que se vacían en él son vacúolos secundarios.

MOVIMIENTO

Los euglenófitos flagelados presentan dos tipos básicos de movimiento. El primero es el bien

conocido movimiento de natación, en el cual la acción de los flagelos se realiza mediante giro en hélice o espiral. De este modo, la célula se desplaza hacia delante a la vez que gira sobre su eje longitudinal (fig. 14-3 H-I). El resultado de la composición de estos dos movimientos es una trayectoria espiral. En el otro movimiento básico, el euglenófito se arrastra o se desliza, al parecer por la acción del flagelo que se mantiene exactamente delante de la célula, mejor que según un ángulo oblicuo (fig. 14-3 F-G). De este modo no se produce ningún tipo de rotación celular. Cuando existe un segundo flagelo largo se sitúa hacia la parte posterior de la célula, y se mueve únicamente en la región apical.

Algunas euglenofíceas cambian constantemente su forma o presentan metabolia (fig. 14-3 A-E), probablemente debido a un deslizamiento de los anillos semirrígidos que forman parte de la película. La mecánica del movimiento metabólico no está bastante estudiada.

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

La clase única de las euglenofíceas se divide en general en dos órdenes. Estos pueden establecerse según la forma morfológica (móviles o palmeloides) o según el tipo de nutrición (fagotrófico o no fagotrófico). Según el sistema empleado, distintos géneros irán a parar a cada uno de los órdenes. En el sistema basado sobre el tipo de nutrición las familias se distinguen entre ellas por el modo de nutrición y por el tipo de movimiento. En el sistema morfológico las familias se separan básicamente de acuerdo con la dotación flagelar y con la movilidad de la célula.

Aunque la mayoría de las euglenofíceas son móviles y unicelulares, existe un grupo muy pequeño de especies no móviles. En su fase vegetativa estas células se encuentran fijas sobre el sustrato por un pedúnculo mucilaginoso, como en el género *Colacium* (fig. 14-1 F, G). Con ocasión de la reproducción vegetativa las células (zoósporas) se vuelven móviles y presentan aspecto típico de *Euglena* (fig. 14-1 G).

REPRODUCCION

En este grupo la reproducción se realiza por escisión longitudinal de la célula, mientras ésta se

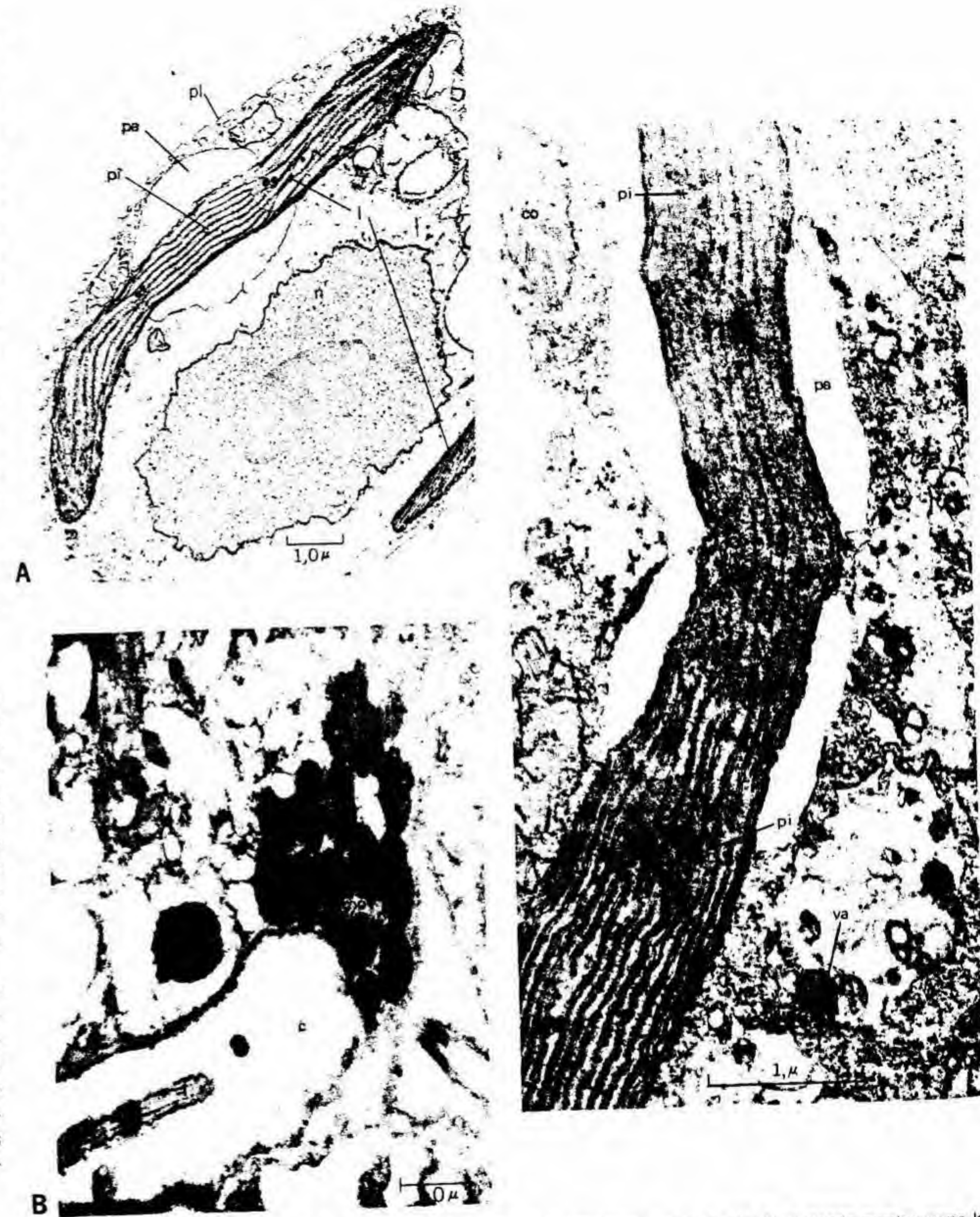


FIGURA 14-2 Ultraestructura de *Euglena*: A (arriba, a la izquierda), corte longitudinal donde pueden verse las laminillas del cloroplasto (*pl*), el pirenoide (*pi*), el núcleo (*n*) con un nucléolo oscuro, el paramilo (*pa*) y los anillos semirrígidos que constituyen la película (*pe*); B (a la izquierda abajo), detalle del extremo anterior, donde pueden verse los gránulos de la mancha ocular (*mo*), la cripta (*c*) y la base del flagelo en sección longitudinal (*f*); C (a la derecha), corte longitudinal visto a gran aumento, mostrando la región de los pirenoides (*pi*), el paramilo (*pa*), los vacúolos (*va*), y los condriosomas (*co*). (A, B, fotografías cedidas por J. J. Wolken y con permiso de la Rutgers University Press; C, fotografía cedida por Sarah P. Gibbs y con permiso del *Journal of Ultrastructure Research*.)

mantiene activamente móvil. Se producen dos células hijas que conservan su movilidad. Próxima a concluir la división nuclear se divide también el blefaroplasto. El aparato flagelar de la célula madre puede mantenerse unido y pasar a una de las células hijas. En ciertas condiciones la célula puede adoptar la forma no móvil, sufriendo repetidas divisiones que conducen a la formación de un estado palmeloide. Estas fases son raras en las especies no pigmentadas. En condiciones desfavorables una célula puede enquistarse y adquirir una gran resistencia frente a las condiciones extremas del medio ambiente. La pared del ciste, constituida por un glúcido no identificado, es en ocasiones estratificada y con frecuencia ornamentada. En forma encistada, algunas células acumulan cantidades considerables de astaxantina (hematocromo), y aparecen por ello rojas. En general la germinación de los cistes de pared gruesa da una sola célula móvil; sin embargo, en los cistes de pared delgada, es frecuente que el contenido se divida dando un cierto número de células.

La reproducción sexual, si es que tiene lugar, es rara y su autenticidad no está bien probada. En general, los pocos trabajos que hablan de la unión de gametos o de núcleos no son aceptados como pruebas válidas por los ficólogos. En su mayor parte estos trabajos son poco de fiar y algunos de ellos son probablemente debidos a la presencia de otros organismos o a la interpretación errónea de fases de mitosis. Recientemente se ha descrito la presencia de meiosis en algunos euglenófitos pero estas pruebas no son todavía concluyentes.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA

La mayoría de los géneros pertenecientes a esta división viven en aguas dulces, en especial en el agua rica en materia orgánica en descomposición. De hecho, diversas especies de *Euglena* se encuentran entre las más tolerantes de las condiciones de polución. Pueden encontrarse en cantidad suficiente como para producir floraciones o espumas sobre el agua de color verde brillante, amarillento, pardusco o rojo. El color rojo es debido a la dispersión de gránulos de astaxantina por toda la célula. Los euglenófitos se encuentran con frecuencia en el suelo, sobre el limo húmedo de las riberas de las corrientes y en los saladares, en los que provocan intensas floraciones cuando

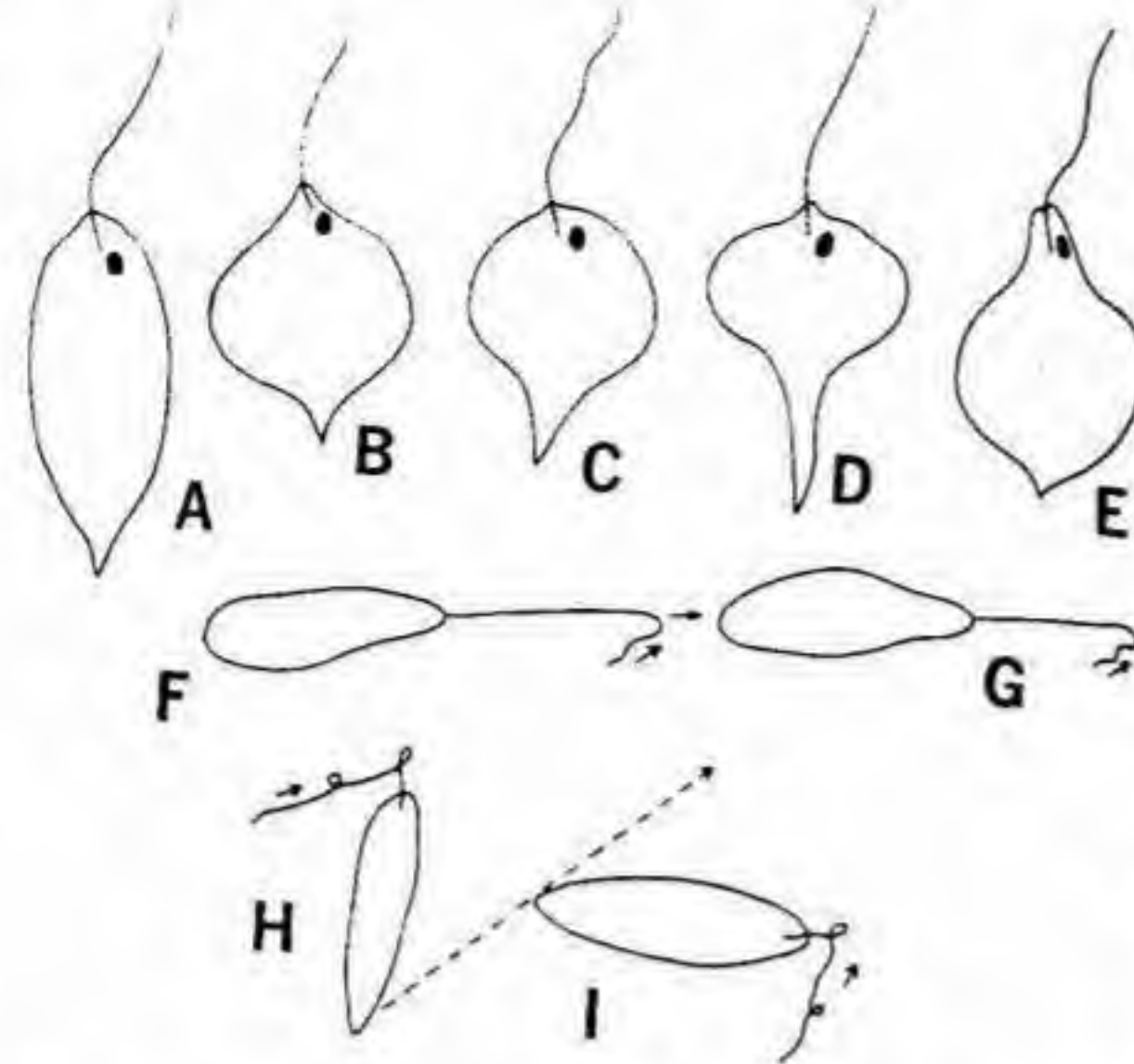


FIGURA 14-3 Movimientos de natación en los euglenófitos: A-E, metabolia en *Euglena*; F, G, dirección del movimiento y posición del flagelo en *Peranema*; H, I, en *Euglena*. (F-I, adaptado, de T. L. Jahn, "Euglenófitos" en *Manual of Phycology - An Introduction to the Algae and Their Biology*, dirigido por Gilbert M. Smith, copyright 1951, The Ronald Press Company, Nueva York.)

se encuentran en cantidad elevada. Algunas son frecuentes en las aguas salobres y se conocen algunos pocos representantes marinos.

Las formas no fotosintetizadoras, como *Astasia* (fig. 14-1 B), crecen generalmente en medios en los que se produce putrefacción. Las formas fagotróficas, como *Peranema* (fig. 14-1 E), son frecuentes en donde existen detritos y pequeños organismos planctónicos que representan una aportación de alimentos en forma de partículas. La naturaleza exacta de la fagotrofia de las euglenofíceas no está conocida con suficiente profundidad.

Algunos euglenófitos, en general especies desprovistas de pigmentos, o muy pálidas, viven en el cuerpo de otros organismos, entre los cuales se cuentan invertebrados como rotíferos, nematodos, turbelarios, oligoquetos y copépodos. Del intestino de algunos renacuajos se conoce un euglenófito que aparece con o sin pigmento.

IMPORTANCIA Y USOS

Como productores primarios de compuestos carbonados y como fuente de alimentos para otros animales herbívoros, las euglenofíceas son especialmente importantes en el fitoplancton de

las aguas dulces. Es pequeño su uso directo por parte del hombre. Sin embargo, ciertos euglenófitos han sido empleados como organismos para ensayos biológicos (especialmente sobre la cobalamina o vitamina B₁₂) y de este modo desempeñan un papel útil en estudios fisiológicos y nutricionales precisos. Algunos géneros se encuentran, en condiciones aeróbicas, en los depósitos de aguas residuales en donde probablemente desempeñan un cierto papel en la degradación general de las sustancias orgánicas complejas contenidas en dichas aguas.

FILOGENIA

Excepto lo que se refiere a las íntimas afinidades con la línea de evolución protozoos flagelados (véase fig. 7-4), no se han puesto de manifiesto relaciones claras entre los euglenófitos y cualquier otra división de algas. Los euglenófitos contienen las mismas clorofilas que los clorófitos y las plantas superiores. Sin embargo, no parecen estar morfológicamente relacionados con las algas verdes unicelulares sencillas. De modo parecido, la estructura delicada de la célula de los euglenófitos es causa de que sea improbable la existencia

de restos fósiles que ayuden a clarificar las relaciones con otros grupos. El hecho de que algunos euglenófitos son típicamente fotosintetizadores, mientras que otros, de modo obvio fuertemente relacionados con ellos, son incoloros, no nos ayuda a establecer la línea de evolución filogenética dentro del grupo o con otros grupos de algas. Es difícil decir cuáles son los euglenófitos primitivos y cuáles las formas derivadas. En general se considera que las formas incoloras proceden de las formas con clorofila y que algunas de las formas incoloras acaban convirtiéndose en fagotróficas. El hecho de que en estudios de laboratorio sea posible la obtención de cepas de *Euglena* incoloras a partir de formas pigmentadas, y el parecido claro entre éstas y el género incoloro *Astasia*, da pie a la hipótesis según la cual las formas incoloras son derivadas. Por otra parte, el hecho de que algunas especies sean mixotróficas sugiere que es posible que flagelados incoloros primitivos puedan haber sido los precursores de especies con clorofila. Esta última teoría está hasta cierto punto respaldada por la existencia de especies fotosintetizadoras incapaces de llevar a cabo actividades metabólicas si no disponen de sustancias orgánicas de crecimiento. Pero también en este caso esta exigencia puede ser derivada o secundaria.

BIBLIOGRAFIA

- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 724-744.
- Gojdics, M., *The Genus Euglena*. Madison: University of Wisconsin Press (1953).
- Jahn, T. L., "The Euglenoid Flagellates". *Quart. Rev. Biol.*, 21: 246-274 (1946).
- "Euglenophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 69-81.
- Pringsheim, E. G., "Contributions towards a Monograph of the Genus *Euglena*". *Nova Acta Leopoldiana*, 18: 1-168 (1956).
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 139-147.
- Wolken, J. J., *Euglena, an Experimental Organism for Biochemical and Biophysical Studies*. New Brunswick, N. J.: Rutgers University Press (1961).

DIVISIÓN CLORÓFITOS

Las *algas verdes* comprenden sobre todo especies dulciacuícolas; sin embargo, son comunes y en ocasiones relativamente bien aparentes en el mar. En general, las especies marinas son mucho mayores que las de las aguas dulces; en ambos hábitats se encuentran algas verdes macroscópicas y microscópicas. Se conocen aproximadamente 7000 especies de algas verdes distribuidas en 450 géneros. Desde el punto de vista vegetativo, los clorófitos son relativamente sencillos, pero exhiben una mayor variedad de ciclos vitales y de formas de reproducción que ninguna otra división de plantas. Hay algunas diferencias de opinión acerca de la ordenación sistemática de este grupo. El sistema seguido aquí admite dos clases, las clorofíceas y las carofíceas. Esta última comprende un solo orden, mientras que las clorofíceas comprenden 11 ó 12 órdenes. La clasificación de las clorofíceas a nivel de familias y su distribución en géneros es más uniforme en la mayoría de los ficólogos.

Las algas verdes se consideran de modo generalizado como los predecesores de las plantas verdes productoras de embriones, situadas en la línea principal de evolución que conduce a las plantas vasculares. Por esta razón los clorófitos se han dejado para el final entre las divisiones de algas que hemos estudiado. Las dos clases se considerarán conjuntamente en el estudio de la estructura celular. Sin embargo, la morfología y la reproducción de las carofíceas es tan distinta que será estudiada por separado.

La mayoría de las algas verdes presentan una pared celulósica rígida compuesta por una película interior de celulosa (algunas veces laminada) y otra capa exterior, menos resistente, de naturaleza péctica. En algunas especies la celulosa puede estar parcialmente sustituida por xilana (denominada anteriormente calosa) o bien por una fina capa externa quitinosa. La capa péctica está impregnada de carbonato cálcico en la mayoría de las carofíceas, en muchas desmídaceas y en algunos representantes de las sifonales, dasicladales y sifonocladales.

Las células de la mayoría de las algas verdes son uninucleadas, y el núcleo contiene uno o más nucléolos. Sin embargo, en algunas de ellas el talo es típicamente pluricelular con células plurinucleadas; en otras es plurinucleado y cenocítico. Generalmente existe un gran vacúolo atravesado por trabéculas citoplasmáticas. Las células móviles pueden poseer vacúolos contráctiles, que se encuentran en las proximidades del punto de inserción flagelar. También en el citoplasma se han observado otros vacúolos contráctiles entre el cloroplasto y la membrana celular.

Los pigmentos de las algas verdes se localizan en cloroplastos bien organizados que pueden ser únicos o bien numerosos. Cuando son numerosos, suelen ser pequeños, discoidales y probablemente interconectados. Cuando sólo se encuentra uno o dos cloroplastos, estos suelen tener forma de copa, de banda, de anillo, reticulada, espiral o estrellada (fig. 15-1). Cuando el cloroplasto es único es generalmente parietal, pero puede ocupar también una posición axial. Las micrografías electrónicas ponen de manifiesto que el cloroplasto posee bandas constituidas por seis pares de láminas superpuestas que generalmente se extienden por todo el cloroplasto (fig. 15-2). En las zigematales existen unidades lamelares grandes y pequeñas que alternan de modo parecido a los grana de las plantas superiores. Asociado con el cloroplasto puede estar el pirenoide (fig. 15-2), que en general está atravesado por las laminillas del cloroplasto. En las células móviles se encuentra a un lado del cloroplasto una mancha ocular única. Se ha puesto de manifiesto que la ultraestructura de la mancha ocular consiste en de tres a ocho filas de gránulos dispuestos apretadamente; estas filas están íntimamente asociadas con las laminillas fotosintetizadoras. No ha podido observarse ninguna estructura lenticular.

El característico color verde hierba que pre-

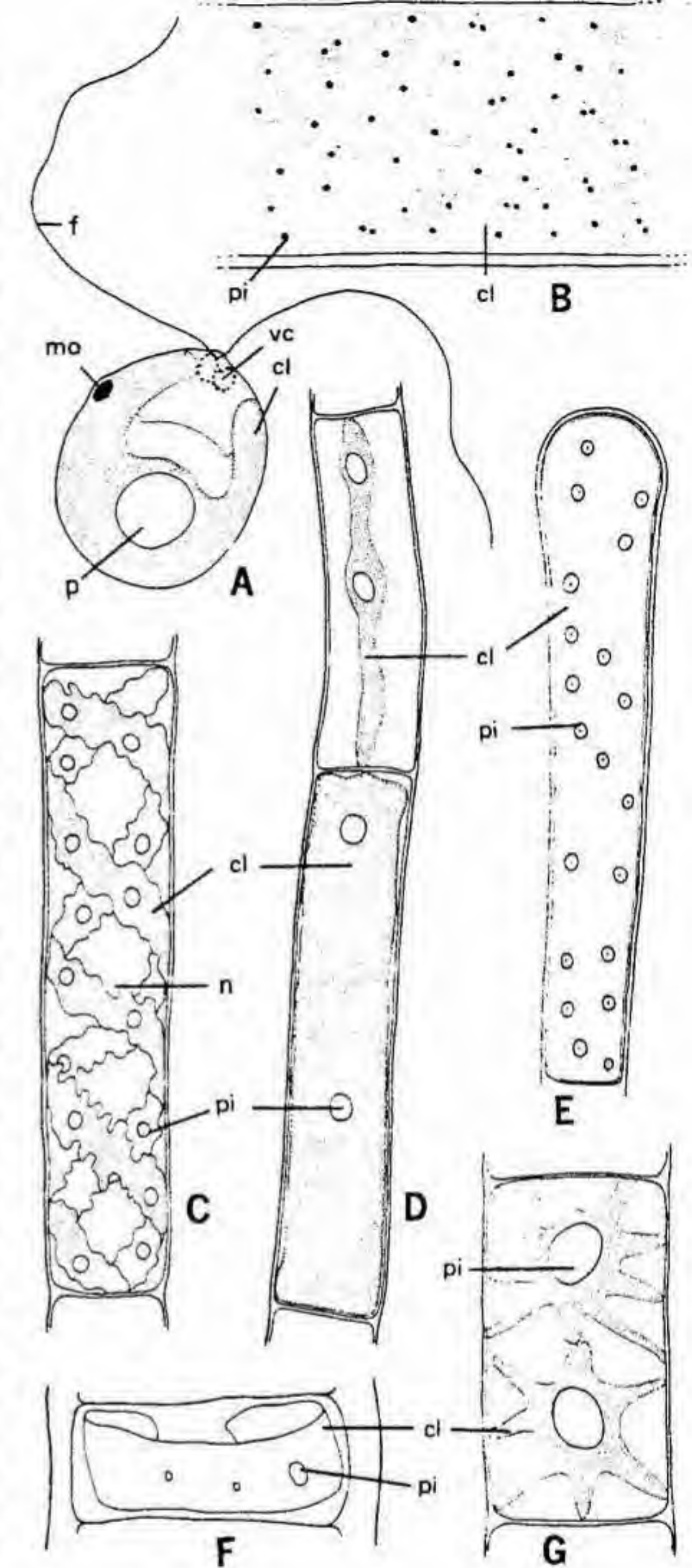


FIGURA 15-1 Cloroplastos de los clorófitos. A, B, C, E, F, en posición parietal; D, G, en posición axial: A, en forma de copa (*Chlamydomonas*), x 2750; B, discoidales (*Bryopsis*), x 255; C, espiralados (*Spirogyra*), x 530; D, acintados (*Mougeotia*), x 510; E, reticulados (*Oedogonium*), x 280; F, en cinta o anillo (*Ulothrix*), x 2450; G, estrellados (*Zygnema*), x 735. cl, cloroplasto; vc, vacúolo contráctil; mo, mancha ocular; f, flagelo; n, núcleo; pi, pirenoide.

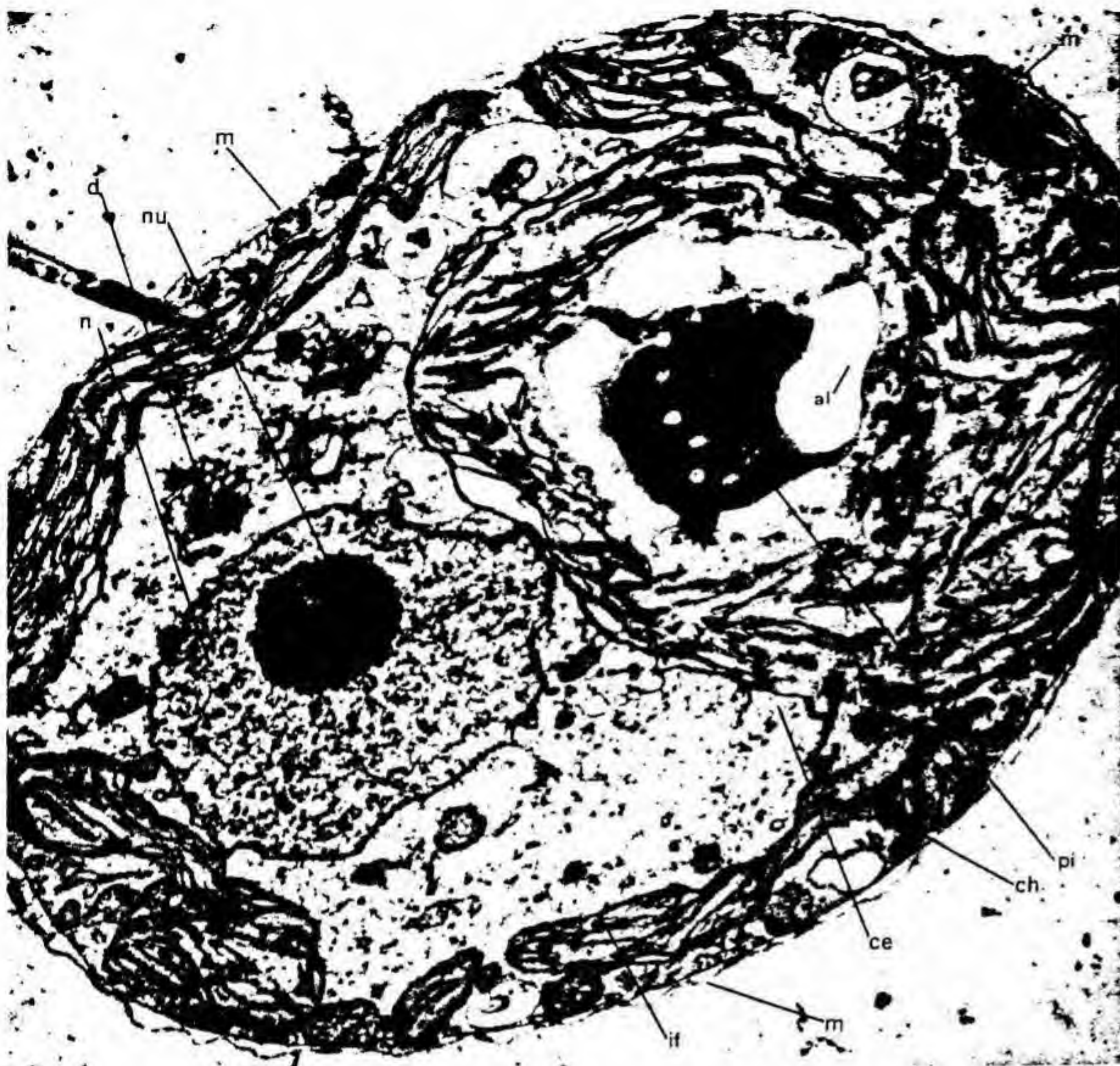


FIGURA 15-2 Micrografía electrónica de una célula de *Gonium* (corte oblicuo que pasa por el centro de la célula), X 14 000. *ec*, membrana envolvente del cloroplasto, con estructura doble; *lf*, laminillas fotosintetizadoras; *mc*, membrana citoplasmática; *d*, dictiosoma; *co*, condriosoma; *n*, núcleo; *nu*, nucléolo; *pi*, pirenóide; *al*, gránulo de almidón.

senta este grupo es debido a la presencia de clorofila *a* y de clorofila *b*. Además, existen los pigmentos carotenoides, que son distintos en las dos clases. Los pigmentos carotenoides siempre comprenden β -caroteno, y α -caroteno en las clorofíceas o γ -caroteno y licopeno en las carofíceas. En las clorofíceas, las xantofilas principales son en su mayor parte las mismas que en las plantas superiores, a saber luteína, neoxantina, violaxantina y zeaxantina. En las sifonales, algunos géneros poseen ciertas xantofilas exclusivas como la sifoneína y la sifonoxantina. Como en los euglenófitos, algunas clorofíceas pueden

poseer un pigmento carotenóide rojo que enmascara el color verde. Se ha demostrado repetidamente que este pigmento es astaxantina (como en los euglenófitos); sin embargo, su verdadera naturaleza nos es desconocida en la mayoría de las especies en las cuales se encuentra. Como en la mayoría de las otras divisiones de algas, algunos géneros incluidos en las clorofíceas están privados de pigmentos.

La mayoría de las algas verdes son autotróficas aunque, como se ha hecho notar, existen unas pocas especies incolores heterotróficas. Algunas de las especies fotosintetizadoras son

nutricionalmente auxotróficas o mixotróficas. Las reservas glucídicas se almacenan en forma de almidón, y la síntesis de almidón está de ordinario en íntima relación con los pirenoides. Los clorófitos parecen ser el único grupo de algas en el cual el pirenóide se encuentra rodeado por una "concha" de granos de almidón situados en el interior del cloroplasto (fig. 15-2). Algunas especies carecen de pirenoides y, al igual que las plantas superiores almacenan almidón en leucoplastos. En algunas algas verdes pueden encontrarse grasas y aceites parecidos a los de otras algas.

MOVIMIENTO

Cuando existen, las células móviles tienen en general dos flagelos (o cuatro) en posición anterior. Los flagelos son lisos y en general de igual longitud (de tipo isoconto). En algunas formas atípicas de volvocales es posible encontrar flagelos de inserción lateral y posiblemente de tipo barbulado; sin embargo, los estudios actuales dedicados a este grupo muestran que presentan una composición bioquímica distinta. Es posible que estas especies tengan afinidades más íntimas con las xantofíceas o con las cloromonadofíceas o que deban ser colocados en una clase aparte. En el orden edogoniales y en *Derbesia*, las células móviles poseen siempre una coronita anterior de flagelos cortos de igual longitud, de tipo estefanoconto. Micrografías electrónicas recientes de *Oedogonium* muestran que este tipo de flagelo va unido a un cuerpo basal. La coronita de cuerpos basales alterna con las raíces flagelares, que se extienden hasta la porción apical incolora de la célula. No se ha demostrado la existencia de conexiones entre los flagelos y el núcleo en estas algas estefanocontas.

CLASE CLOROFICEAS

CLASIFICACION Y DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Las clorofíceas están extremadamente diversificadas morfológicamente (fig. 15-3), y varían desde formas móviles o no móviles unicelulares, hasta formas coloniales móviles o no móviles; desde filamentos pluricelulares simples o ramificados hasta tipos constituidos por un parénquima macizo. También se encuentran agregados de

filamentos cenocíticos, formando en conjunto formas de tamaño grande. Ciertos géneros pueden presentar regularmente heterotriquia. El crecimiento es intercalar en alto grado, y el crecimiento apical es raro en el conjunto de este grupo. En las clorofíceas, los gametangios se forman en contacto directo con el exterior y con frecuencia proceden de simples células vegetativas metamorfoseadas.

Existen tres líneas principales de evolución claramente distintas en las clorofíceas, y con unas pocas excepciones, los diversos órdenes pueden disponerse en series fenéticas dentro de dichas líneas. Las edogoniales y las zignematales, y ciertos órdenes marinos (dasycladales y sifonocladales), son tan distintos que pueden considerarse como taxonómicamente muy alejadas de las demás incluidas dentro de las algas verdes; su origen preciso es muy oscuro. Las tres líneas generales de evolución suelen denominarse línea volvocina, línea tetraporina, y línea sifonada (fig. 15-3).

LA LINEA VOLVOCINA. El alga verde más sencilla desde el punto de vista vegetativo puede ejemplarizarse con las especies unicelulares y móviles de *Chlamydomonas* (fig. 15-4 C). Esta alga es representativa del grupo primitivo a partir del cual se cree que han evolucionado todos los demás grupos de algas verdes. *Chlamydomonas* es una célula móvil biflagelada; pero en ciertas condiciones puede pasar a un estado no móvil rodeándose de una matriz mucilaginosa y dividiéndose vegetativamente hasta formar una masa densa y amorfa, el estado palmeloide. En este estado las células nunca presentan una organización ni una interconexión entre ellas, ni tampoco una disposición definida en dichos agregados.

En la línea volvocina, ejemplarizada por el orden de las volvocales, una serie de formas coloniales ha evolucionado partiendo del tipo *Chlamydomonas* (fig. 15-4 C). Aunque exista una gran variedad de tipos, las posibilidades son limitadas; en el sentido evolucionista, al parecer, esta línea ha correspondido a un callejón sin salida con relación a otras formas. En las formas coloniales, cada célula de la colonia es típicamente parecida a una célula móvil vegetativa de *Chlamydomonas*. A medida que la célula se divide, las células hijas quedan orientadas de una forma definida y se mantienen unidas entre sí mediante una matriz mucilaginosa común. En algunos casos las células se encuentran interconectadas por medio de filamentos citoplasmáticos (fig. 15-7 C). La colonia de este tipo se denomina cenobio,

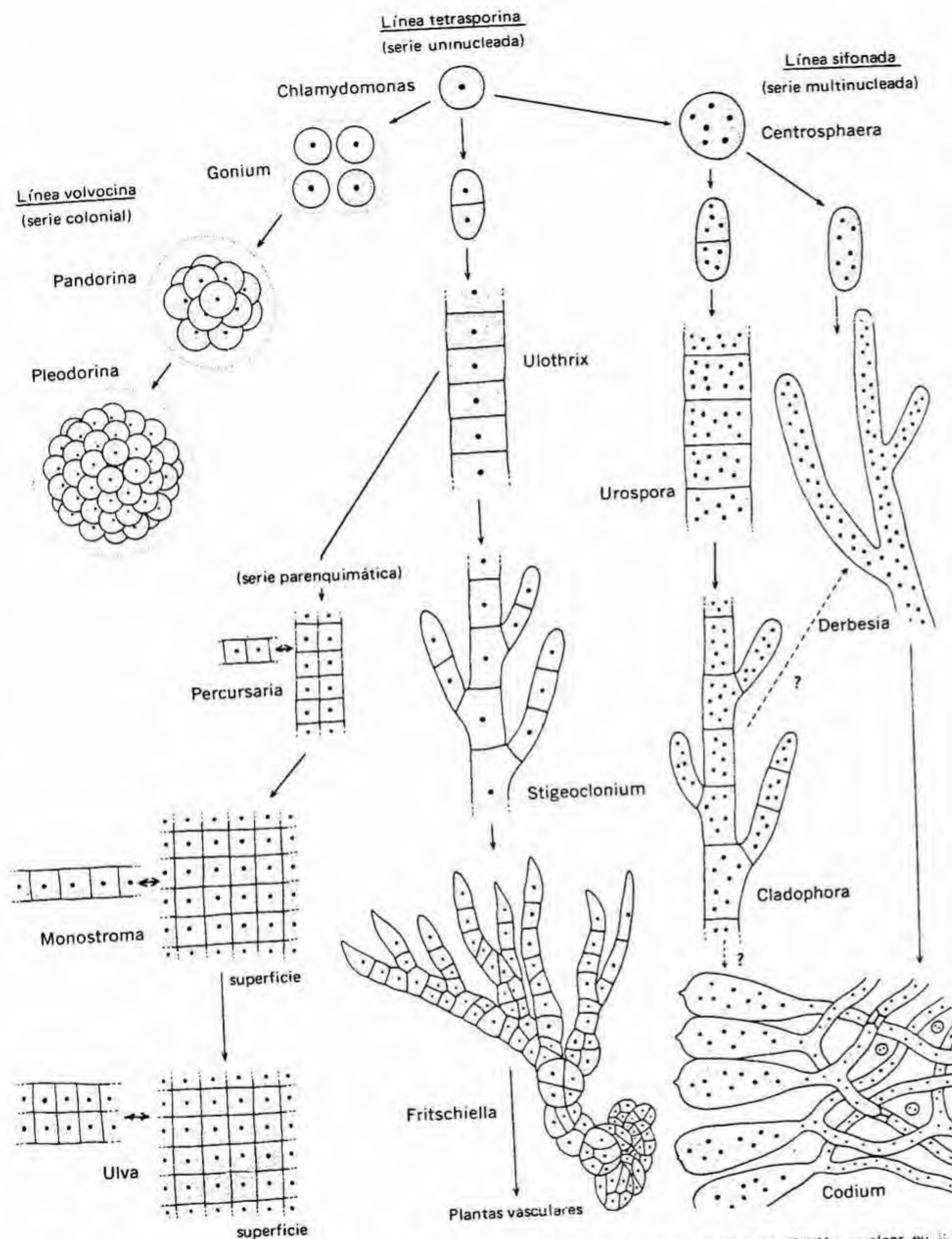


FIGURA 15-3 Tipos de organización derivados según el plano de división y el tipo de división nuclear en las clorofitas (en las formas móviles no se hacen figurar los flagelos; en las formas parenquimáticas se representa el aspecto superficial y el corte transversal.)

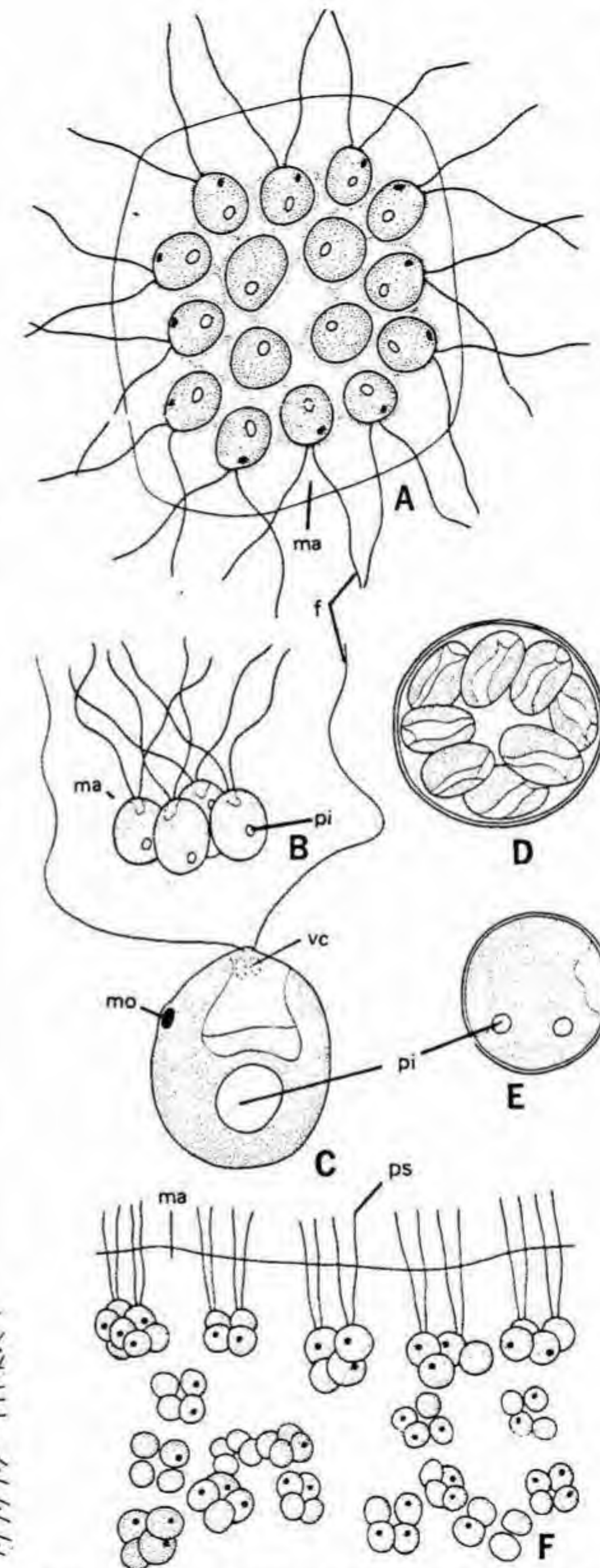


FIGURA 15-4 Diversidad morfológica de las clorofitas. A-C, formas móviles unicelulares y coloniales (de la línea volvocina): A, *Gonium* (aspecto superficial), x 1215; B, *Gonium*, en vista lateral, x 1215; C, *Chlamydomonas*, x 2810. D-F, formas inmóviles unicelulares y coloniales (línea tetráspora): D, formación de células hijas en *Chlorococcum*, x 1040; E, *Chlorococcum*, célula vegetativa, x 1040; F, tetráspora, con una matriz mucilaginosa (ma), x 625. vc, vacúolo contráctil; mo, mancha ocular; f, flagelo; ps, pseudocilios; pi, pirenoide.

puesto que el número de células de cada colonia es constante y no cambia desde la colonia juvenil hasta la colonia adulta. En las formas más sencillas, cada célula de la colonia es vegetativamente parecida y tienen la misma potencialidad reproductora. En los tipos más avanzados, ciertas células (o grupos de ellas) permanecen en forma vegetativa, mientras que otras se diferencian y especializan de cara a la reproducción. De aquí que en las series volvocinas exista una tendencia evolutiva hacia un incremento gradual en el número de células de la colonia con una tendencia hacia una cierta división del trabajo.

En *Gonium* (fig. 15-4 A, B) se produce una colonia de 4, 8, 16 ó 32 células (según la especie) en forma de placa plana, en la que todas las células son reproductoras. En *Pandorina* (fig. 15-5 A) se forma una colonia esférica o elipsoidal de 8, 16 ó 32 células apretadamente dispuestas. En *Eudorina* (fig. 15-5 B) se forma una colonia esférica de 16, 32 ó 64 células ligeramente separadas; en algunas especies, la línea frontal de células se mantiene vegetativa y las demás se convierten en reproductoras. *Pleodorina* (fig. 15-6) —algunas veces no admitida como género distinto de *Eudorina*— es también una colonia esférica de 32, 64 ó 68 células en las cuales sólo las células más pequeñas son vegetativas y las mayores son reproductoras. El último eslabón de esta línea de evolución es *Volvox* (fig. 15-7 A-C) en donde de 500 a 50 000 células constituyen una colonia esférica hueca con solamente unas pocas células reproductoras distribuidas en ella. En la reproducción sexual podemos percatarnos también de la existencia de una serie de evolución. *Gonium* y *Pandorina* son isógamos y sus gametos son muy parecidos a *Chlamydomonas*. Estos gametos pueden tener diferente tamaño, pero no hay regularidad en la fusión de un gameto grande con otro pequeño. *Eudorina*, *Pleodorina* y *Volvox* son oógamos, con un pequeño espermatozoide elipsoidal, verdeamarillento y un gran óvulo redondeado.

LA LINEA TETRÁSPORA. A partir del prototipo palmeloide de una célula clamidomonadina existen series de formas en la línea tetráspora que van desde el tipo inmóvil y unicelular al tipo

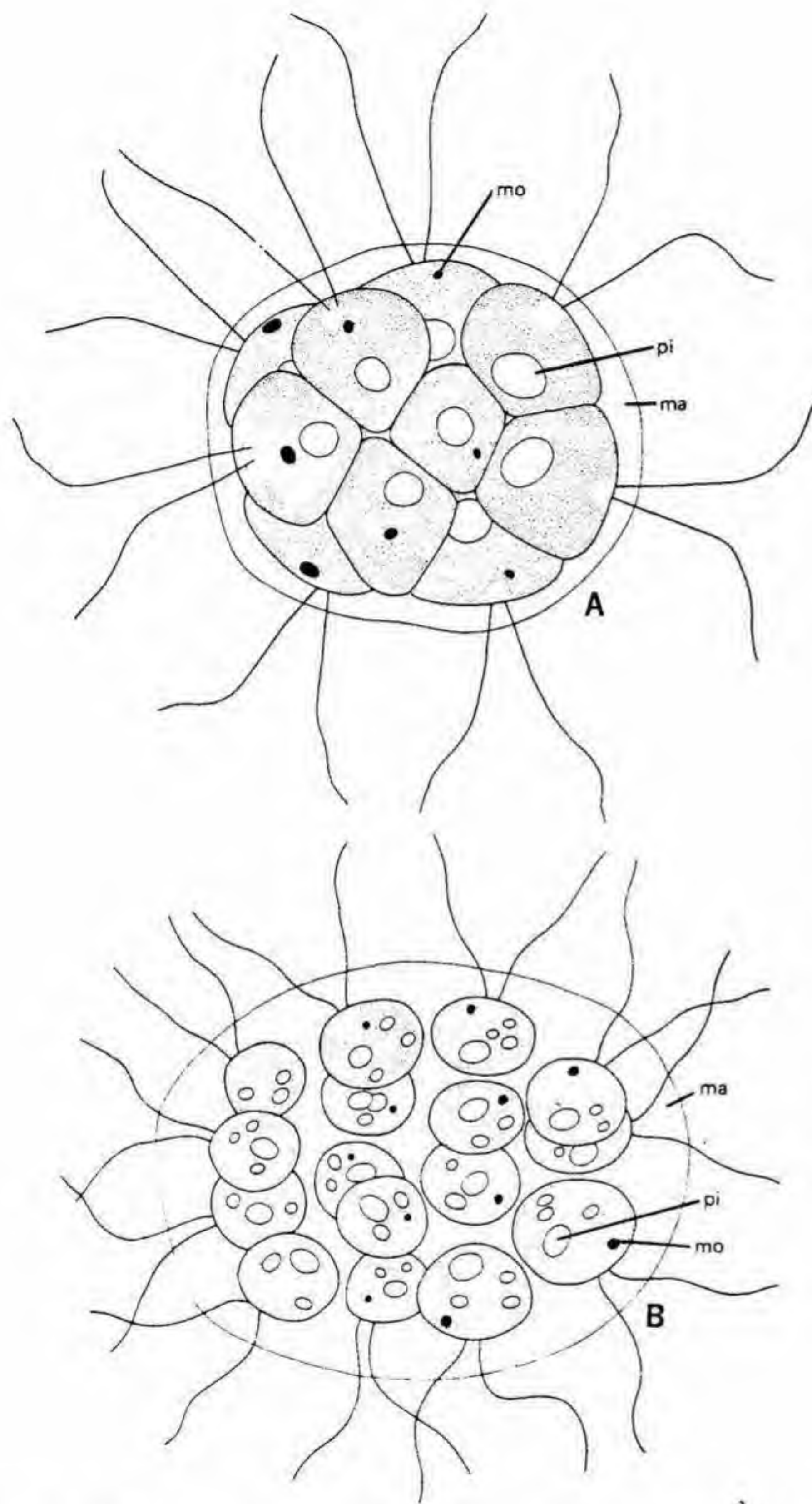


FIGURA 15-5 , Diversidad morfológica de las clorofíceas. Formas coloniales nadadoras (línea volvocina). A, *Pandorina*, x 2000; B, *Eudorina*, x 1075, (Los mismos símbolos que en la figura 15-4.)

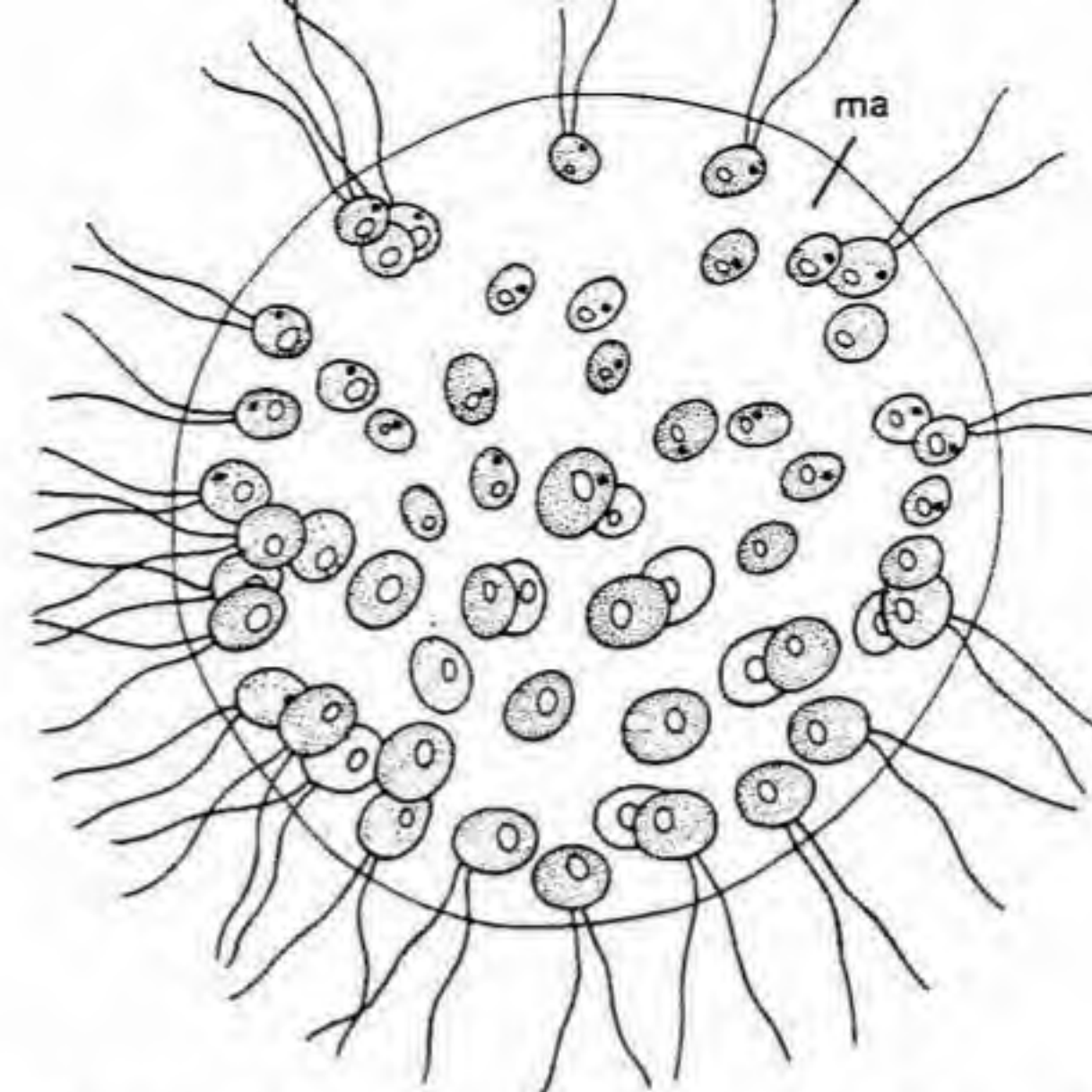


FIGURA 15-6 Diversidad morfológica de las clorofíceas. Una forma colonial nadadora (línea volvocina), *Pleodorina*, x 445. *ma*, matriz.

con talos pluricelulares más complejos (fig. 15-3). En ellos se producen células móviles parecidas a las formas clamidomonadinas móviles pero sólo durante la fase reproductora. En la línea tetrasporina de evolución existen posibilidades ilimitadas, en contraste con la línea volvocina. La característica principal de esta línea estriba en el tipo uninucleado de las células. Los órdenes incluidos dentro de la línea tetrasporina son el de la ulotricales (en el sentido más amplio, comprendiendo las ulvales de algunos autores) y parte del de las clorococcales.

La célula vegetativa e inmóvil está ejemplarizada por *Chlorococcum* (fig. 15-4 D, E). En este género se produce una división repetida de células en fase vegetativa que conduce a la formación de una gran colonia macroscópica de células indiferenciadas, como las de *Tetraspora* (fig. 15-4 F).

Una serie más ordenada de divisiones vegetativas conduce a la colonia filamentososa. Si una célula inmóvil se divide y las células procedentes de esta división continúan dividiéndose en el mismo plano, se origina un filamento uniseriado simple de células —como *Ulothrix*— (fig. 15-8 F). Este es esencialmente un tipo sencillo de división celular intercalar. Si además de estas divisiones regulares del tipo básico uniseriado se producen algunas divisiones ocasionales según un segundo plano, se producen primordios de ramificaciones. Ello conduce al tipo de talo uniseriado y ramificado, como el de *Stigeoclonium* (fig. 15-8 G). Sin embargo, si en cada una de las células de un eje primario uniseriado no ramificado se divide

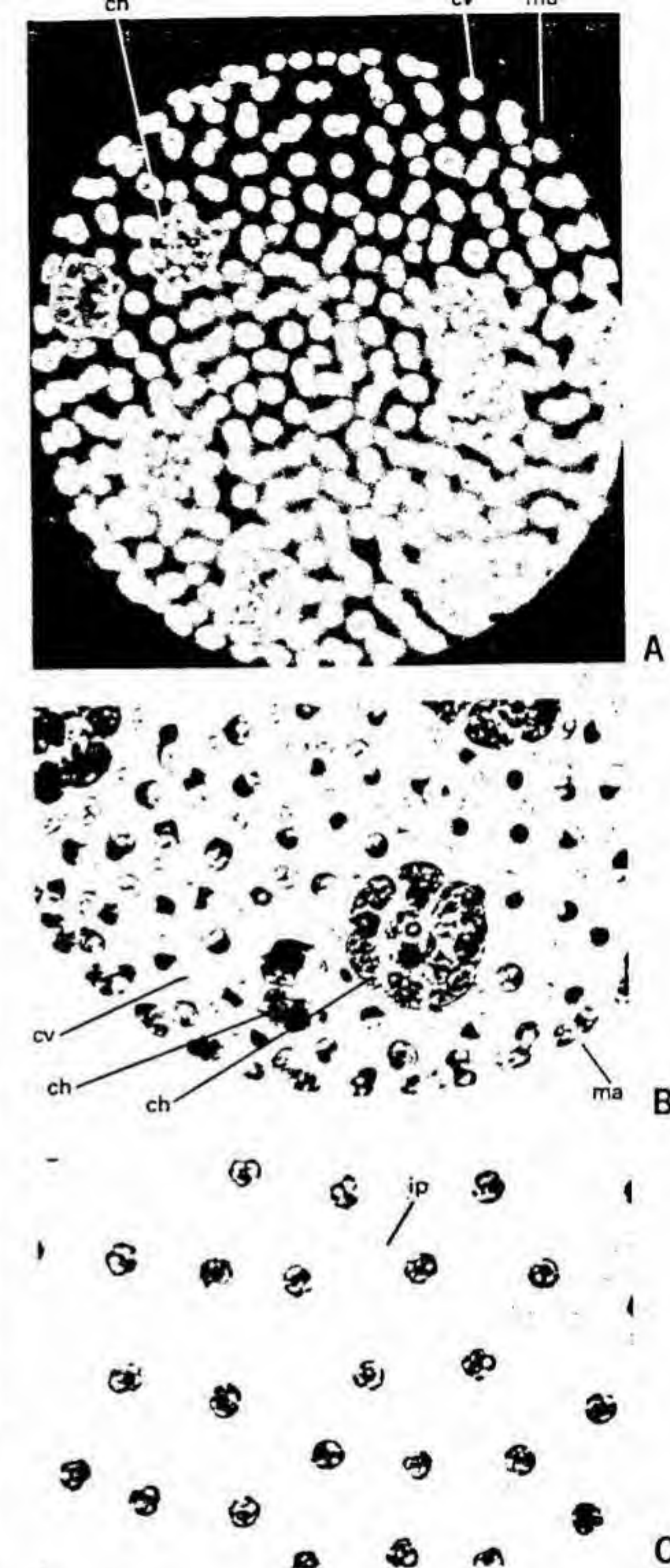


FIGURA 15-7 Fotomicrografías de *Volvox*: A, con iluminación en campo oscuro, que permite observar los límites de la matriz (*ma*), célula vegetativa (*cv*), y jóvenes colonias hijas (*ch*), x 115; B, iluminación en campo claro mostrando los límites de la matriz (*ma*), las células vegetativas (*cv*), una colonia hija bicelular y otra colonia hija en fase de desarrollo más avanzado (*ch*), x 160; C, con iluminación en contraste de fase, mostrando las interconexiones protoplasmáticas (*ip*), x 200.

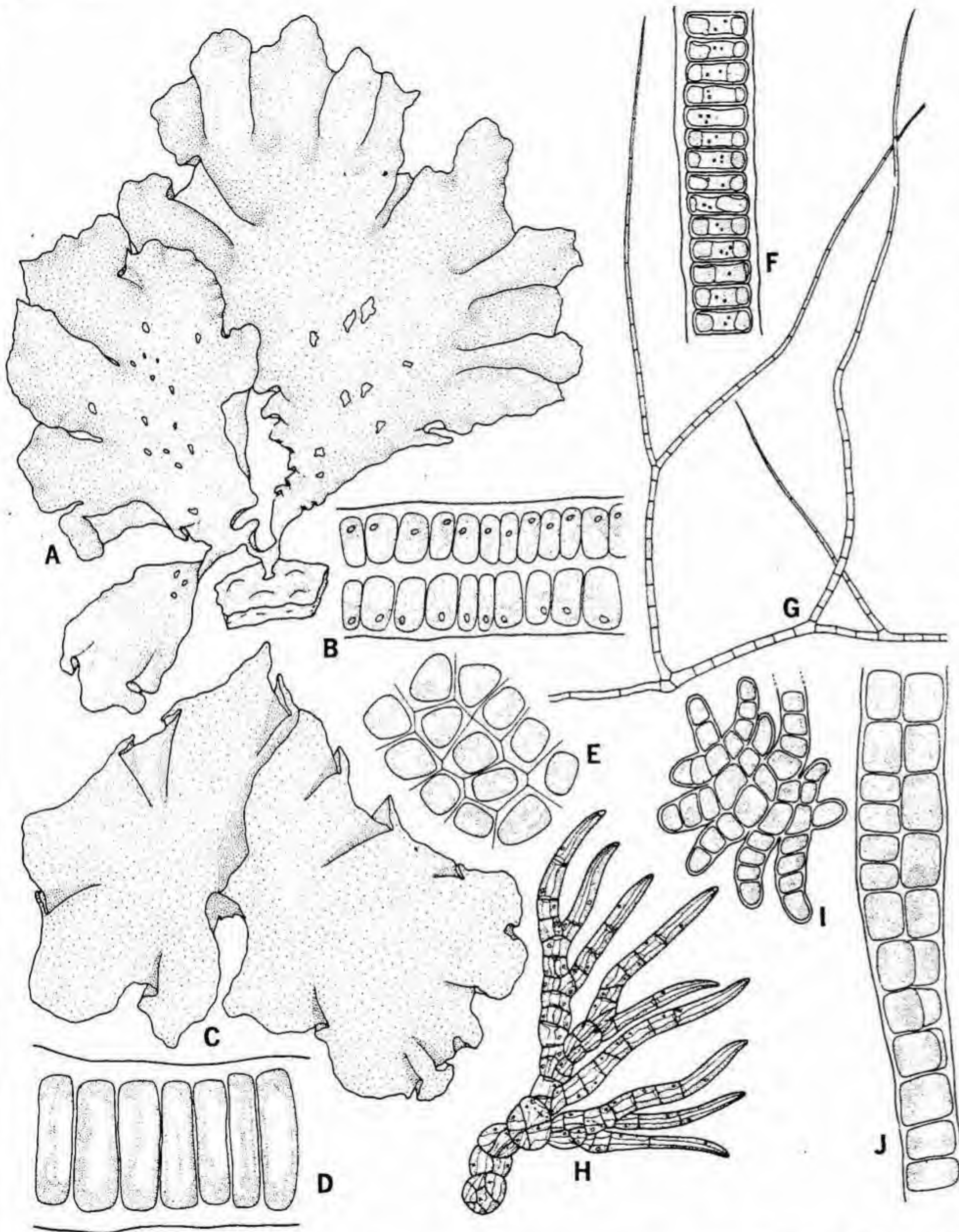


FIGURA 15-8 Diversidad morfológica de las clorofíceas. Formas filamentosas y parenquimáticas (línea tetrasporinal). A, B, *Ulva* (A, aspecto general, x 0,5; B, corte transversal aumentado, x 500); C-E, *Monostroma* (C, aspecto general, x 0,5; D, corte transversal, x 530; E, disposición de las células vistas desde encima, x 750); F, *Ulothrix*, x 560; G, *Ulothrix*, x 0,5; D, corte transversal, x 530; E, disposición de las células vistas desde encima, x 750); H, *Fritschiella*, x 375; I, *Fritschiella*, x 350; J, *Percursaria* (I, región de fijación basal, x 350; J, porción apical, x 350).

una vez en un segundo plano, se origina un talo biseriado comparable al de *Percursaria* (fig. 15-8 I, J). Y si, además, las divisiones según un segundo plano se producen repetidamente, es fácil comprender cómo puede originarse el talo típico monostromático de *Monostroma* (fig. 15-8 C-E). En fin, si las células se dividen regularmente (pero solamente una vez) según un tercer plano, se forma un talo foliáceo como el de *Ulva* (fig. 15-8 A-B). Otras divisiones de ciertas células según un tercer plano producen un talo parcialmente parenquimático, como en *Fritschiella* (fig. 15-8 H). Esta división según tres planos es la base para el crecimiento de un verdadero parénquima, que hará posible la aparición de tejidos complejos en las plantas superiores.

Paralelamente a las líneas de complejización que conducen de la forma filamentosas a la parenquimática tenemos la presencia de la heterotriquia, que se considera un precursor de ciertas características de las plantas superiores. En *Stigeoclonium* (fig. 15-9 F) tanto el sistema postrado como el erecto están igualmente bien desarrollados. En *Fritschiella* (fig. 15-9 D) ambos sistemas se desarrollan y la parte postrada continúa diferenciándose en rizoides septados que fijan a la planta en el limo del fondo. Sin embargo, en otros géneros uno u otro de estos dos sistemas pueden encontrarse reducidos o incluso haber sido completamente eliminados. En *Draparnaldia* (fig. 15-9 E) el sistema basal ha desaparecido completamente mientras que en algunas especies de *Coleochaete* (fig. 15-9 A) es la parte erecta la que falta casi completamente. En un género muy frecuente, *Pleurococcus*, que se encuentra generalmente sobre los troncos de los árboles, la forma filamentosas ha desaparecido prácticamente del todo y sólo pueden observarse pequeños paquetes de células (fig. 15-9 B, C). Al igual que en la línea volvocina se da también una serie evolucionaria en relación con la reproducción sexual. Géneros como *Ulothrix*, *Stigeoclonium*, y *Fritschiella* son isógamos, mientras que *Ulva* puede ser isógama o anisógama y *Coleochaete* es oógama.

LA LINEA SIFONADA. Siguiendo una tercera línea de evolución, el tipo multinucleado de células ha conducido a varias series claramente distintas de algas verdes con la típica organización plurinucleada de la célula como característica principal (fig. 15-3). Entre las formas unicelulares simples es fácil imaginar cómo puede haberse originado un género plurinucleado como *Centrosphaera* (fig. 15-10 A-C). Esto puede ocurrir

simplemente por no formación de los septos que deberían haberse formado después de una o más divisiones nucleares. En algunos casos, una formación ocasional de septos seguida por un cierto número de divisiones nucleares ha originado un talo colonial, como en un género cenobial, *Pediastrum* (fig. 15-10 F). En *Hydrodictyon* (fig. 15-10 D, E), las células jóvenes del talo son uninucleadas, pero a medida que maduran y se alargan, el número experimenta divisiones sucesivas hasta el punto de que en cada célula adulta llegan a haber muchos centenares de núcleos. También partiendo de la formación regular de septos puede originarse una forma en filamento simple y plurinucleado como en *Urospora* (fig. 15-11 F, G). Al igual que en la serie filamentosas uninucleada, diversas divisiones ocasionales producen primordios de ramificaciones que originan un talo ramificado constituido por células plurinucleadas, como en el caso de *Cladophora* (fig. 15-11 A). Una tercera línea que partiera del tipo *Centrosphaera*, en el cual no se formarían septos excepto en el momento de formarse las células reproductoras, produciría un talo cenocítico plurinucleado. A partir del tipo *Centrosphaera* se habría desarrollado *Valonia* (fig. 15-11 B, C), que es una célula irregularmente ramificada o esférica de hasta 5 cm de diámetro. Un alargamiento más pronunciado, unido a la división nuclear origina un tubo cenocítico, como en *Derbesia* (fig. 15-11 E). La regularidad en la ramificación del talo cenocítico origina formas como las de *Bryopsis* (fig. 15-12 A, B), que también carece de septos y posee ramificaciones libres. Puede darse una agregación de filamentos profusamente ramificados hasta formar una masa densamente entretejida como en *Codium* (fig. 15-12 D E), que produce un talo macizo de morfología externa bien definida. En *Halimeda* (fig. 15-12 C) los filamentos quedan tan densamente agregados que forman una estructura pseudoparenquimática.

Como puede verse en la figura 15-3, la línea sifonada no es una serie lineal. Es más probable que esté compuesta por varias líneas paralelas de evolución, que conducen a un cierto número de órdenes bastante distintos —cladoforales, sifonales, dasicladales, sifonocladales y una parte de las clorococales. Este último orden contiene representantes que pueden incluirse también dentro de la línea tetrasporina. En la serie sifonada no es clara la existencia de una secuencia de evolución en relación con la reproducción sexual, aunque en ella se encuentran formas que presentan isogamia, anisogamia y oogamia.

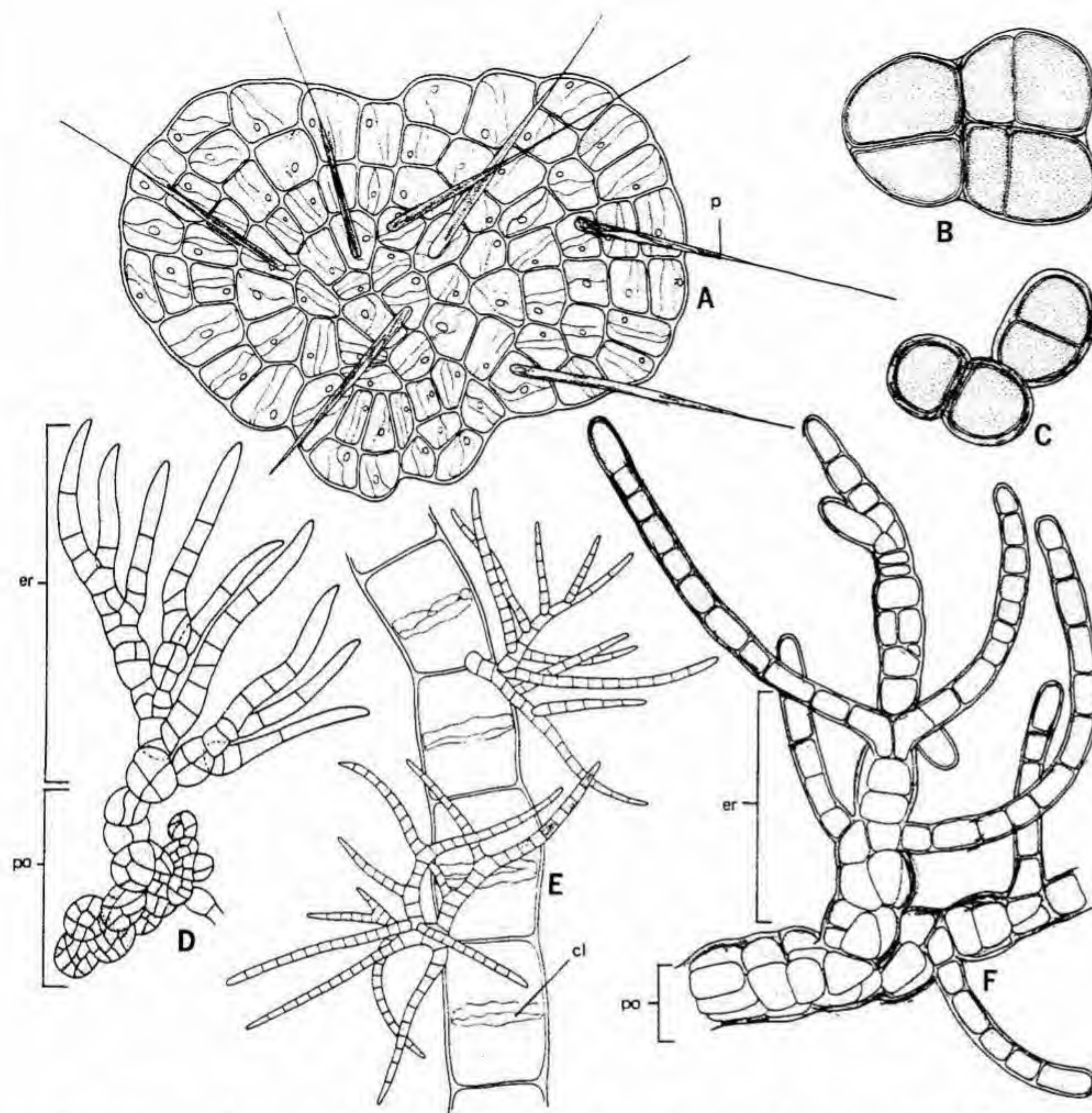


FIGURA 15-9 Diversidad morfológica en las clorofíceas. Formas filamentosas (línea tetrasporina): A, *Coleochaete*, una especie incrustante que presenta pelos (p), x 435; B, C, *Pleurococcus*, de tipo filamentosos reducido, x 2150; D, *Fritschia*, mostrando la heterotriquia, con regiones de filamentos erectos (er) y otras de filamentos postrados (po), x 375; E, *Draparnaldia*, mostrando el eje principal de la forma erecta, x 290; F, *Stigeoclonium*, mostrando la constitución heterotrica, con un sistema postrado (po) y un sistema erecto (er), x 500. cl, cloroplasto.

REPRODUCCION Y CICLO VITAL

Por regla general la reproducción se realiza por fragmentación en las especies pluricelulares y por división celular en las especies unicelulares. En determinadas circunstancias, las formas móviles pueden pasar a una fase no móvil, palloide y

mediante división celular repetida producir un gran agregado amorfo constituido por células móviles. En todas las clorofíceas se dan divisiones mitóticas que producen de una a varias aplanósporas o zoósporas. Normalmente las esporas no se forman en esporangios especializados, sino en el interior de células vegetativas que sufren una metamorfosis. En algunas de las especies

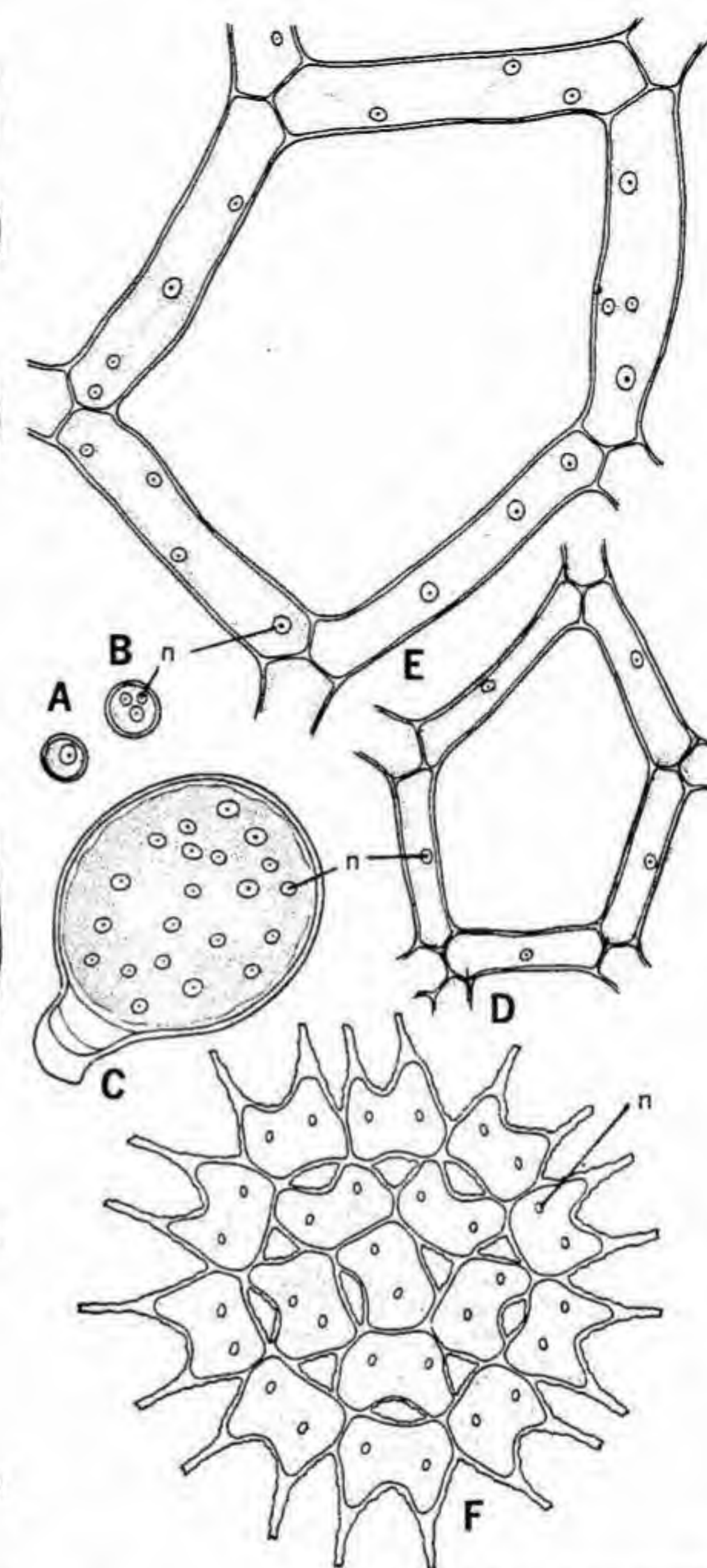


FIGURA 15-10 Diversidad morfológica de las clorofíceas. Formas sifonadas, plurinucleadas (línea sifonada): A-C, *Centrosphaera*, mostrando el cambio de la forma uninucleada (A) a la plurinucleada (B, C) x 500; D, E, *Hydrodictyon*, mostrando la fase uninucleada (D), x 650, y la fase plurinucleada (E), x 540; F, *Pediastrum*, x 950. n, núcleo.

dulciacuícolas pueden producirse acinetos o hipnósporas cuando el contenido de toda una célula se redondea y segrega una pared resistente. La reproducción sexual está bien establecida en las clorofíceas en cuanto a grupo, aunque falta por

completo en algunos géneros. Como hacíamos notar previamente, dicha reproducción puede producirse por isogamia (fig. 15-13 B, C), como en *Gonium*, *Stigeoclonium*, o *Fritschia*; anisogamia (fig. 15-13 E, F) como en *Bryopsis*, *Codium* o especies de *Ulva*; y oogamia (fig. 15-13 A), como *Eudorina*, *Volvox* o *Coleochaete*. En el género *Chlamydomonas* encontramos en las distintas especies los tres tipos de reproducción sexual. En general los gametos se producen en células vegetativas metamorfoseadas, aunque en *Codium* existen gametangios claramente diferenciados. Sin embargo, la reproducción puede realizarse solamente en las células terminales, como en *Cladophora*; o en ramificaciones ordinarias, como en *Bryopsis* (fig. 15-13 D). Los dos gametos pueden ser producidos por una sola planta o bien otras veces deben tener su origen en dos plantas distintas.

Normalmente, en las algas verdes existe reproducción sexual y alternancia de generaciones. En la mayoría de los géneros la generación conspicua (delofícea) es la haploide, mientras que el cigoto es la única célula diploide del ciclo vital, como ocurre en *Chlamydomonas* (fig. 15-14). En las especies dulciacuícolas el cigoto acostumbra a convertirse en una estructura resistente provista de una pared gruesa; sin embargo, en las especies marinas suele ser una célula de pared fina que germina inmediatamente. La primera división del cigoto diploide es meiótica; de ella resultan una o más meiósporas viables haploides.

También en algunas especies marinas dulciacuícolas se realiza una alternancia isomórfica de generaciones. De aquí que pueden haber uno o dos gametofitos haploides alternando con un esporofito diploide morfológicamente parecido pero citológicamente distinto (fig. 15-16). Existen también ciertos géneros pleomórficos en donde las fases haploide y diploide son morfológicamente distintas (generaciones heteromórficas, véase fig. 15-17).

Se conoce también un tercer tipo de ciclo vital, como en el caso de *Codium*, en el cual la fase diploide corresponde a la generación conspicua (fig. 15-18). La meiosis tiene lugar durante la gametogénesis, de modo que los gametos haploides son las únicas células haploides del ciclo vital.

Por último, un tipo del ciclo vital también frecuente es el que encontramos en *Prasiola*, en donde cabe observar que la fase gametofítica se desarrolla esencialmente *in situ* sobre la fase esporofítica.

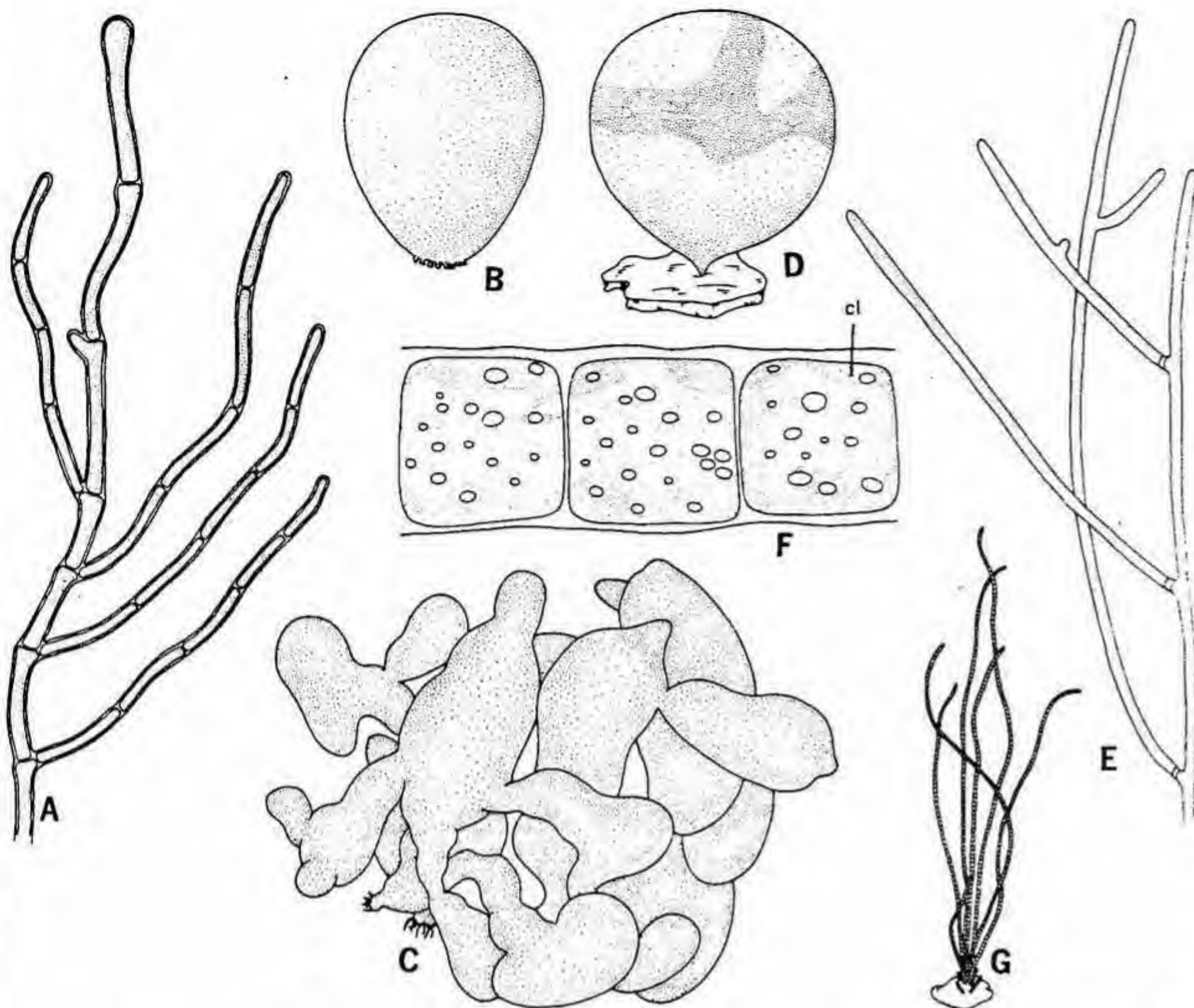


FIGURA 15-11 Diversidad morfológica de las clorofíceas. Formas sifonadas plurinucleadas (línea sifonada): A, *Cladophora*, x 80; B, C, *Valonia* spp. (B, x 0,5; C, x 1); D, E, *Derbesia* (D, fase de *Halicystis*, x 5; E, fase filamentososa de *Derbesia*, x 120); F, G, *Urospora* (F, células vegetativas, x 460; G, aspecto general, x 9). cl, cloroplasto.

GENEROS REPRESENTATIVOS

La variación de estructuras y de formas de reproducción es en las algas verdes tan grande que sólo podemos estudiar con detalle unos pocos ejemplos. Los tipos siguientes ejemplarizan algunas de las características fundamentales de esta clase.

En un género unicelular, *Chlamydomonas*, la reproducción vegetativa se realiza por división celular, muchas veces mientras la célula madre se encuentra en fase móvil, por formación de 4, 8 ó 16 células hijas biflageladas (mitósporas; fig. 15-14 C). Aunque éstas son morfológicamente parecidas a la célula madre, en el momento de ser

liberadas por ruptura de la membrana de la célula madre son más pequeñas y crecen hasta adquirir el tamaño característico del organismo adulto. Como ya observamos, los tres tipos de reproducción sexual se encuentran en *Chlamydomonas*. La célula vegetativa sufre una metamorfosis simple hasta funcionar como un gametangio. En las formas isógamas más frecuentes, el protoplasto se divide y se forman 4, 8, 16 ó 32 gametos biflagelados (fig. 15-14 D, E). Morfológicamente, los gametos de *Chlamydomonas* son parecidos a las zoósporas, exceptuando su tamaño más pequeño. Sin embargo, cuando son liberados nadan en el agua y se fusionan con gametos morfológicamente parecidos (fig. 15-14 H). Después de la

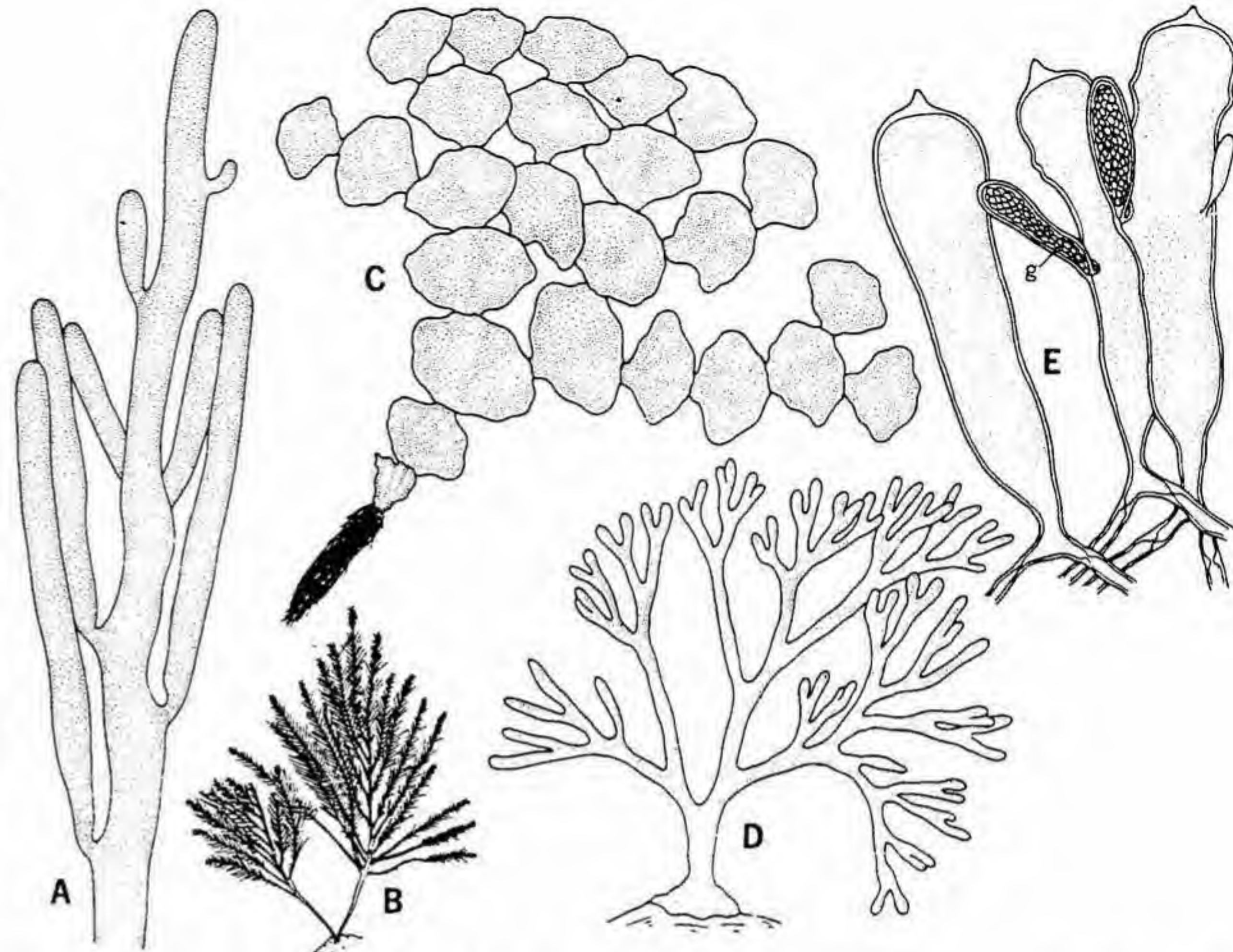


FIGURA 15-12 Diversidad morfológica de las clorofíceas. Formas sifonadas y plurinucleadas; A, B, *Bryopsis* (A, aspecto aumentado de una ramita, x 120; B, aspecto general, x 1,5); C, *Halimeda* (aspecto general, x 0,5); D, E, *Codium* (D, aspecto general, x 1; E, vesículas con gametangios (g), x 115).

singamia, durante un breve período, el cigoto puede ser móvil y poseer cuatro flagelos (fig. 15-14 I). Los flagelos desaparecen pronto; la célula se redondea y segrega una pared celulósica gruesa y con frecuencia ornamentada con curiosos relieves (fig. 15-14 J). Este cigoto de reposo, o zigóspora como se le llama algunas veces, se mantiene en vida latente en la mayoría de las especies dulciacuícolas, lo cual les permite resistir los cambios extremos de humedad y de temperatura que puedan presentarse durante un cierto período de tiempo. Cuando vuelven a establecerse condiciones apropiadas de humedad, luz y temperatura, el cigoto germina (fig. 15-14 K). El núcleo se divide meióticamente (y en ocasiones a continuación sufre una mitosis) hasta producir por lo menos cuatro zoósporas biflageladas (meiósporas) (fig. 15-14 L-O). Cuando dichas zoósporas quedan en libertad, cada una de ellas

aumenta de volumen hasta formar una célula vegetativa parecida en tamaño y en morfología a las células típicas de la especie. Aunque las mitósporas y las meiósporas difieren entre sí por su origen, son ambas haploides y parecidas en lo que a morfología y comportamiento se refiere. Sin embargo, genéticamente pueden ser distintas, como resultado de la recombinación de genes durante la singamia y de la segregación durante la meiosis.

La regulación de los procesos sexuales se ha estudiado en forma profunda en unas pocas especies de *Chlamydomonas*. La fase haploide puede cultivarse en un medio mineral, líquido o solidificado con agar. Si se toman células cultivadas sobre agar, se suspenden en agua y se iluminan, pasan a forma flagelada. Dos o tres horas después, estas células móviles se comportan como gametos; cuando se las pone en presencia de

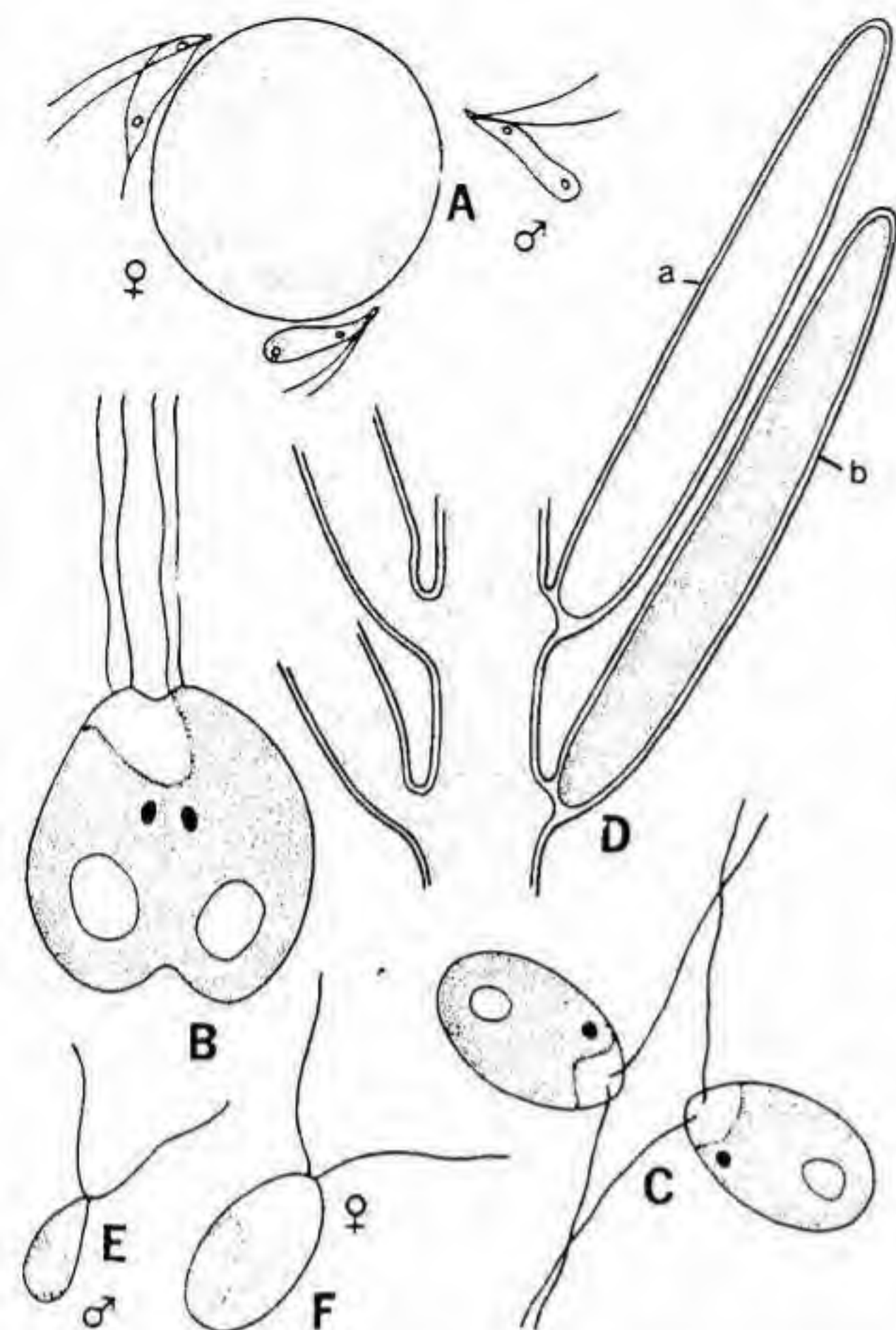


FIGURA 15-13 Reproducción sexual de las Clorofíceas: A, oogamia (*Volvox*), x 700; B, C, isogamia (*Gonium*), x 1150; D-F, anisogamia (*Bryopsis*); D, gametangios, uno de ellos vacío (a) y el otro inmaduro (b), x 50; E, F, anisogámets, x 1250.

supuesto, para esta última especie, que la activación sexual y la fotosíntesis están relacionadas. Sin embargo, en *C. reinhardtii*, el efecto de la fotosíntesis es indirecto e importante solamente para suministrar energía para el apareamiento y glúcidos para bloquear el exceso de compuestos nitrogenados.

En las formas coloniales —como *Gonium*, *Pandorina* y *Eudorina*— cada una de las células de la colonia es capaz de producir colonias hijas idénticas (aunque más pequeñas) a la colonia madre. En los tipos más avanzados como en *Pleodorina* y *Volvox*, en donde se presenta la división de actividades, sólo algunas células se comportan como reproductoras. En todos estos géneros de volvocales se adquiere un número de células constante; la colonia es un cenobio.

En la mayoría de estas formas coloniales móviles, las células de la colonia hija que se desarrolla están orientadas con el polo apical o flagelar dividido hacia el interior. Es por esto necesario que la totalidad de la colonia hija se vuelva hacia el exterior de modo que los flagelos queden en la periferia de la colonia. Esto se observa especialmente bien en las grandes colonias de *Volvox*. Después de la formación de la colonia hija, el nuevo cenobio puede invertirse, como en la figura 15-15 A-D, de modo que los flagelos acaban quedando en la superficie exterior de la colonia. Después de esta inversión, la colonia hija pasa a través de la matriz mucilaginosa de la célula que la ha originado y se mantiene en la cavidad central de la colonia materna hasta la ruptura de dicha colonia.

En *Volvox* tiene lugar una reproducción sexual oógama, en la cual la mayor parte de las células se mantienen en estado vegetativo permanente. Una de las células fértiles pierde sus flagelos, crece y origina por mitosis los gametos masculinos o femeninos. Durante el desarrollo de los espermatozoides, la célula fértil ya crecida forma un gran número de pequeñas células que se convierten en espermatozoides biflagelados. Según sea la especie, de las divisiones repetidas de una sola célula se forman 16, 32, 64, 128, 256 ó 512 espermatozoides que acaban siendo liberados al agua en forma de un paquete de espermatozoides. Nadan formando un solo conjunto hasta la célula huevo, que se considera simplemente como una célula vegetativa que ha aumentado de tamaño hasta perder sus flagelos. El paquete de espermatozoides disgrega la matriz y la pared que rodea al huevo y uno de ellos efectúa la singamia *in situ*.

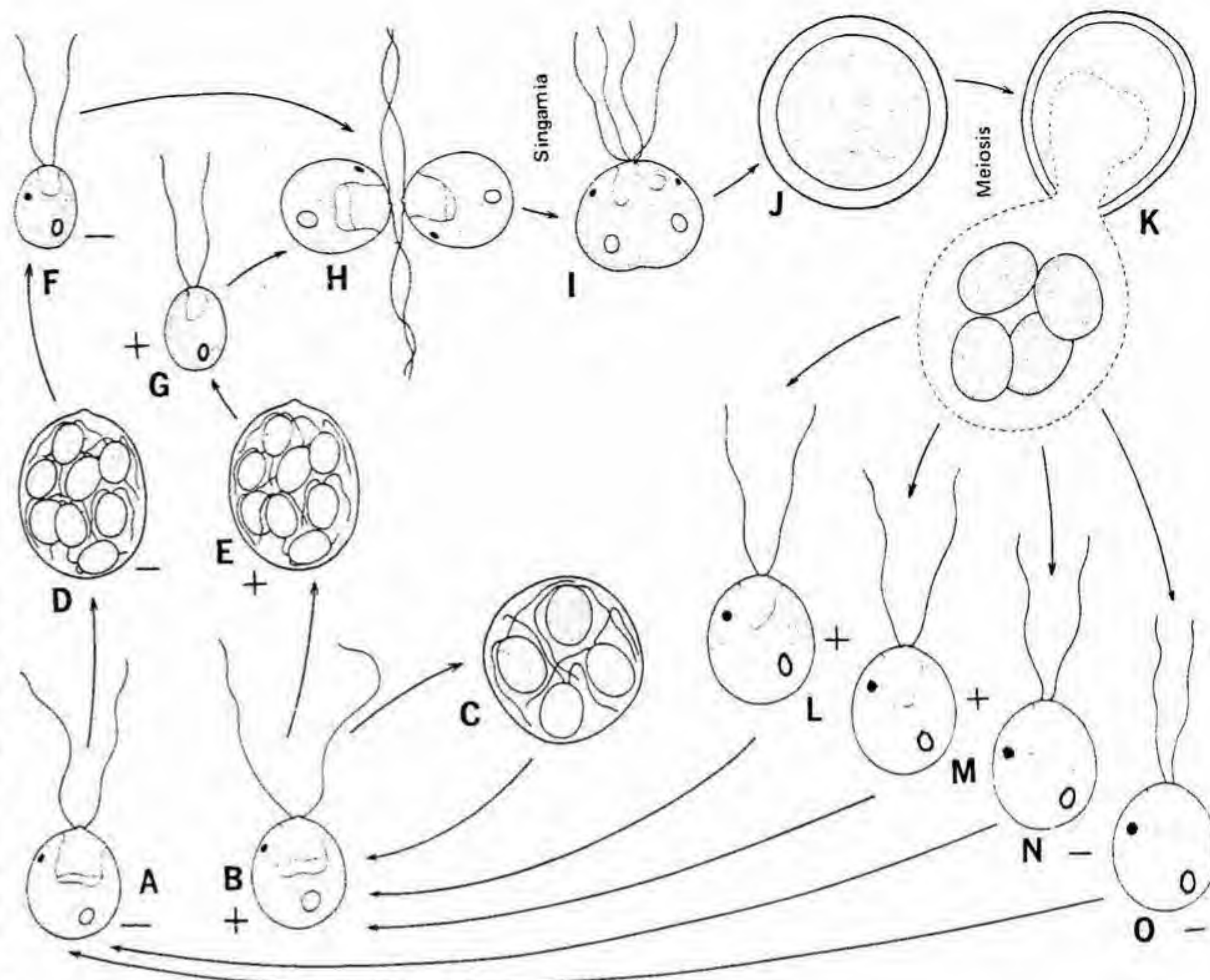


FIGURA 15-14 Ciclo vital zigótico (*Chlamydomonas*): A, B, en fase vegetativa; C, producción de mitósporas; D, E, producción de gametos; F, G, gametos; H, fusión de isogametos (singamia); I, planozigoto; J, cigoto perdurante; K, cigoto en germinación (meiosis); L-O, meiósporas. (+ y - corresponden a los dos tipos de células respecto del apareamiento.)

El cigoto segrega una gruesa pared, que suele estar también curiosamente ornamentada, escrobiculada o cubierta de espinas. Como es típico de las algas verdes dulciacuícolas, este cigoto actúa como una forma de reposo y la meiosis tiene lugar en el momento de la germinación originando una o cuatro zoósporas haploides. Estas zoósporas originan una nueva colonia por división repetida similar a la formación de una colonia hija. En donde sólo se produce una zoóspora, parece ser que tres de los núcleos haploides formados durante la meiosis degeneran.

En *Ulothrix* cada una de las células del filamento, con la excepción de la célula basal de fijación, es capaz de producir gametos o zoóspo-

ras, y después de la singamia se origina un cigoto que entra en fase de reposo. En este género y en muchos otros pertenecientes a las ulotricales, las zoósporas son cuatriflageladas y los gametos biflagelados. En *Percursaria*, *Monostroma* y *Ulva*, cada una de las células del talo puede actuar como célula fértil y producir gametos o zoósporas, aunque de ordinario las células basales que constituyen el disco de fijación permanecen estériles.

En *Ulva* se da de ordinario una alternancia isomórfica de generaciones, en la cual la reproducción sexual es isógama o anisógama, según sea la especie (fig. 15-16). El talo vegetativo juvenil se inicia como un filamento uniseriado, pero

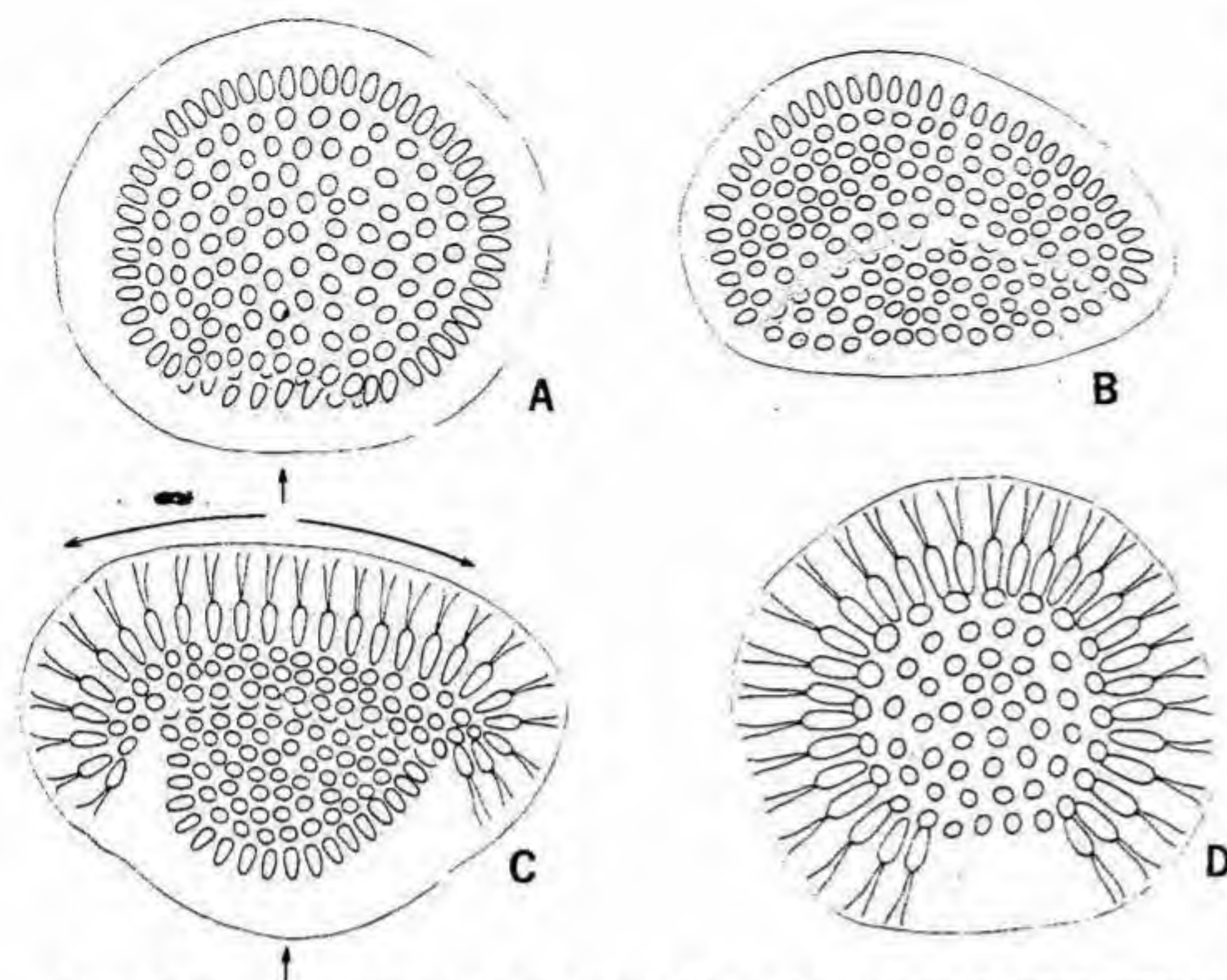


FIGURA 15-15 Desarrollo de una colonia hija en el interior de una célula madre de *Volvox* mostrando un tipo de inversión, X 225: A, invaginación iniciándose en el extremo inferior de la colonia; B, continuación de la invaginación de la colonia; C, las células del extremo superior de la colonia se invaginan de modo que quedan dirigidos hacia el exterior; D, inversión casi terminada, con los flagelos dirigidos hacia el exterior.

pronto tienen lugar divisiones, según el segundo y el tercer plano, que originan un talo más complejo, formado por dos capas de células. Al llegar a la madurez se establece un íntimo contacto entre las dos capas de células, con lo que se origina un talo folioso plano. Las células basales de la planta son rizoidales y están agregadas para formar un disco de fijación compacto. Desde el punto de vista vegetativo existe poca diferencia morfológica entre las plantas del gametófito haploide (masculino y femenino) y la del esporófito diploide. En las especies anisógamas la planta masculina adquiere una coloración anaranjada debida a la abundancia de pigmentos en los gametos masculinos. Con la excepción de las células basales, que de ordinario se mantienen estériles, todas las células son potencialmente capaces de ser fértiles y de producir gametos, zoosporas o aplanosporas.

Las células uninucleadas de los gametófitos haploides (fig. 15-16 A, B) sufren la división nuclear para producir 8, 16 ó 32 gametos con dos flagelos terminales que son liberados por un poro existente en la pared celular (fig. 15-16 C, D). La singamia tiene lugar en el agua, y durante un

breve período de tiempo el cigoto puede mantenerse en fase cuadriflagelada (fig. 15-16 H). Los flagelos desaparecen pronto y el cigoto, de pared delgada, germina, formando inmediatamente por divisiones mitóticas repetidas un filamento multicelular uniseriado (fig. 15-16 J, K). A continuación, este filamento origina el típico talo foliáceo y plano (fig. 15-16 L). Aunque esta fase es morfológicamente idéntica al gametófito, es citológicamente distinta, puesto que está formada por células diploides. Al llegar a la madurez, todas las células del talo, con la excepción de las próximas a la base, son potencialmente capaces de funcionar como meiosporangios. La meiosis, seguida por un cierto número de divisiones mitóticas, produce 4, 8 ó 16 zoosporas con cuatro flagelos terminales (fig. 15-16 N, O) o aplanosporas. Estas esporas salen al exterior del mismo modo que los gametos, y un tiempo después se fijan, perdiendo los flagelos. Las esporas germinan inmediatamente, formando también por divisiones mitóticas, primero un filamento uniseriado y después la planta foliácea típica (fig. 15-16 A, B), que corresponde a la nueva generación gametofítica.

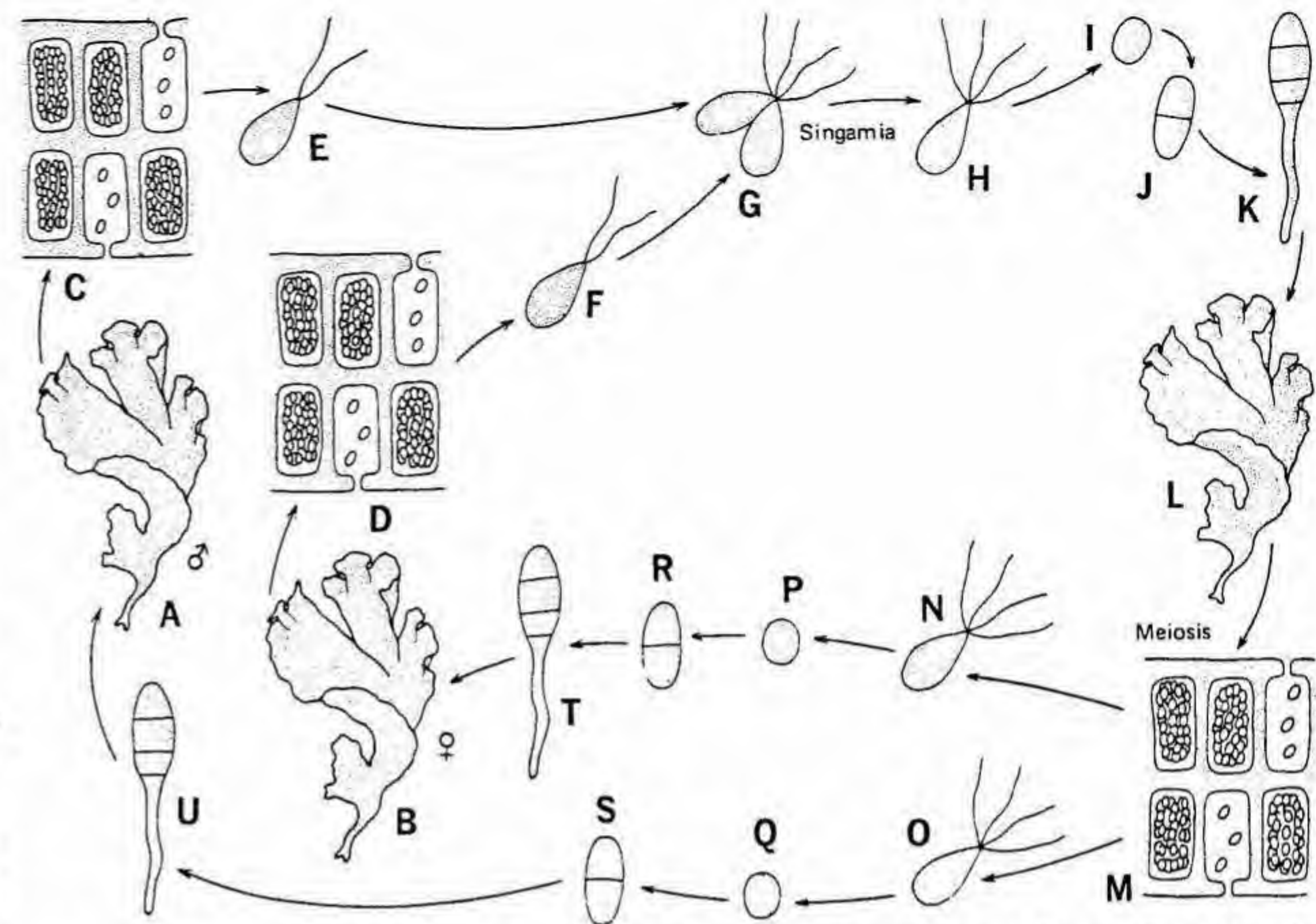


FIGURA 15-16 Ciclo vital esporal (*Ulva*) con alternancia isomórfica de generaciones: A, B, gametófitos maduros (el margen pálido corresponde a la región de descarga de los gametos); C, D, producción de gametos; E, F, gametos; G, fusión de isogametos (singamia); H, planozigoto; I, cigoto; J, K, esporófito filamentos en fase juvenil; L, esporófito maduro (el margen pálido corresponde a la región de descarga de las meiósporas); M, producción de meiósporas (meiosis); N, O, meiósporas nadadoras; P-U, gametófitos filamentosos en fase juvenil.

En alguna de las especies relacionadas con *Ulva* se ha citado la formación de mitosporas con cuatro flagelos en la fase diploide como un método de reproducción accesorio. Estas zoosporas se desarrollan, según parece, en el mismo tipo de planta a partir de la cual proceden, de modo parecido a las zoosporas que se originan en los esporangios pluriloculares de *Ectocarpus*. Posiblemente, pueden formarse también mitosporas haploides sobre los gametófitos, pero esto no ha sido demostrado. El desarrollo de gametos no fertilizados hasta formar gametófitos ha sido citado en algunas especies.

Dos formas marinas que se consideraron pertenecientes a géneros separados hasta que sus afinidades aparecieron claramente como consecuencia de estudios de laboratorio presentan una alternancia heteromórfica de generaciones (fig. 15-17). Morfológicamente, estas plantas, *Derbesia* y *Halicystis*, son completamente distintas. En la fase *Halicystis*, o fase gametofítica (fig. 15-17 A,

B), el talo es esférico y está fijo al sustrato mediante ramificaciones rizoidales cenocíticas. Las plantas son unisexuales y las regiones gametangiales aparecen claramente delimitadas sobre la superficie del talo plurinucleado. Las regiones gametangiales masculinas tienen un color más claro que las femeninas. Los gametos, anisógamos y biflagelados, son expulsados violentamente al llegar a la madurez a través de poros bien delimitados en la región gametangial. Los gametos se fusionan en el agua (fig. 15-17 E) y el cigoto (fig. 15-17 F) germina inmediatamente para formar un talo cenocítico, plurinucleado y ramificado conocido como una especie de *Derbesia* (fig. 15-17 G-J). Al llegar a la madurez la fase *Derbesia* forma esporangios bien delimitados, en los cuales seguramente tiene lugar la meiosis. En cada esporangio se producen muchas esporas, y al llegar a la madurez estas zoosporas (meiósporas) quedan en libertad. A diferencia de los gametos de tipo biflagelado, las zoosporas son estefano-

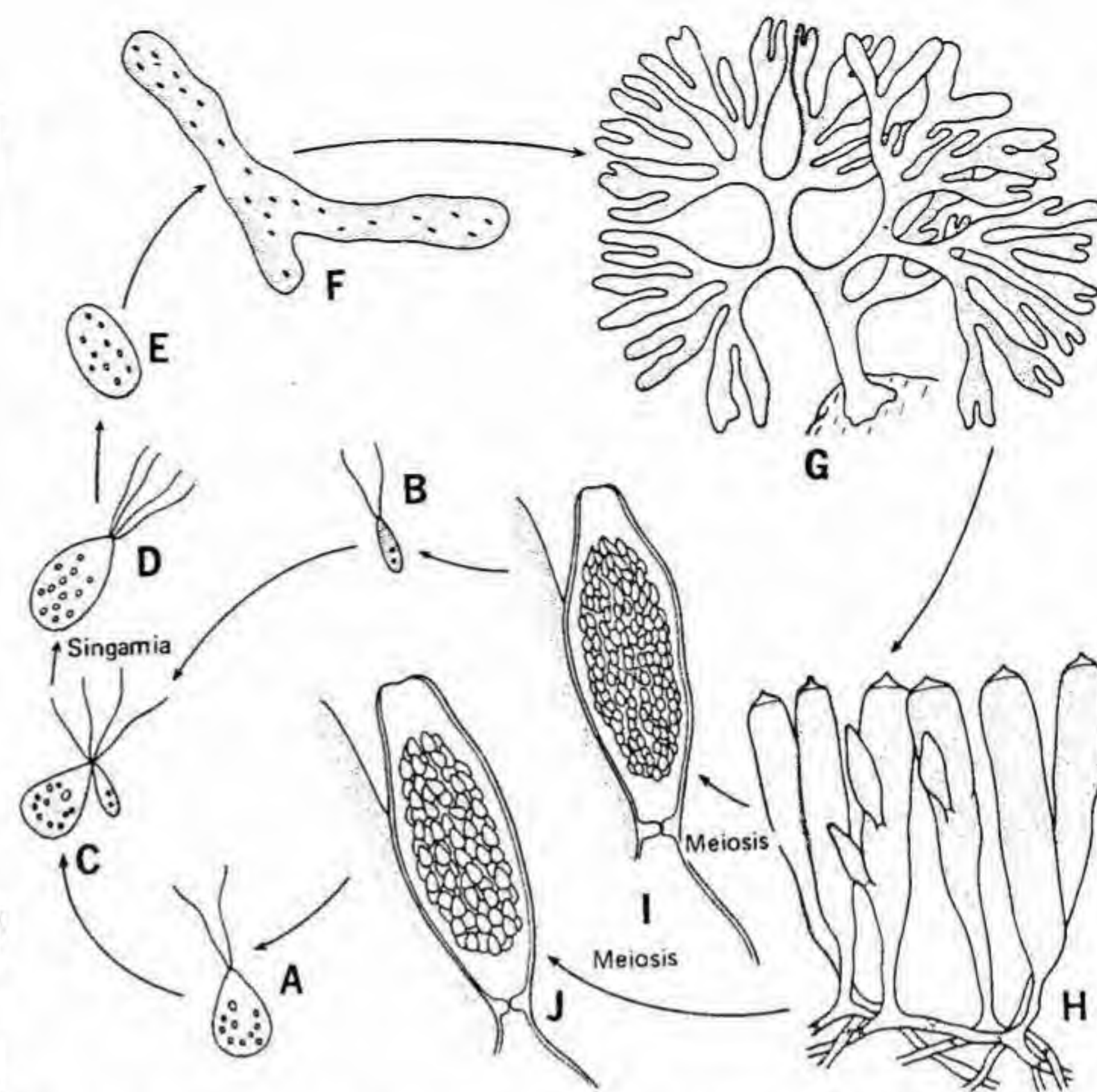
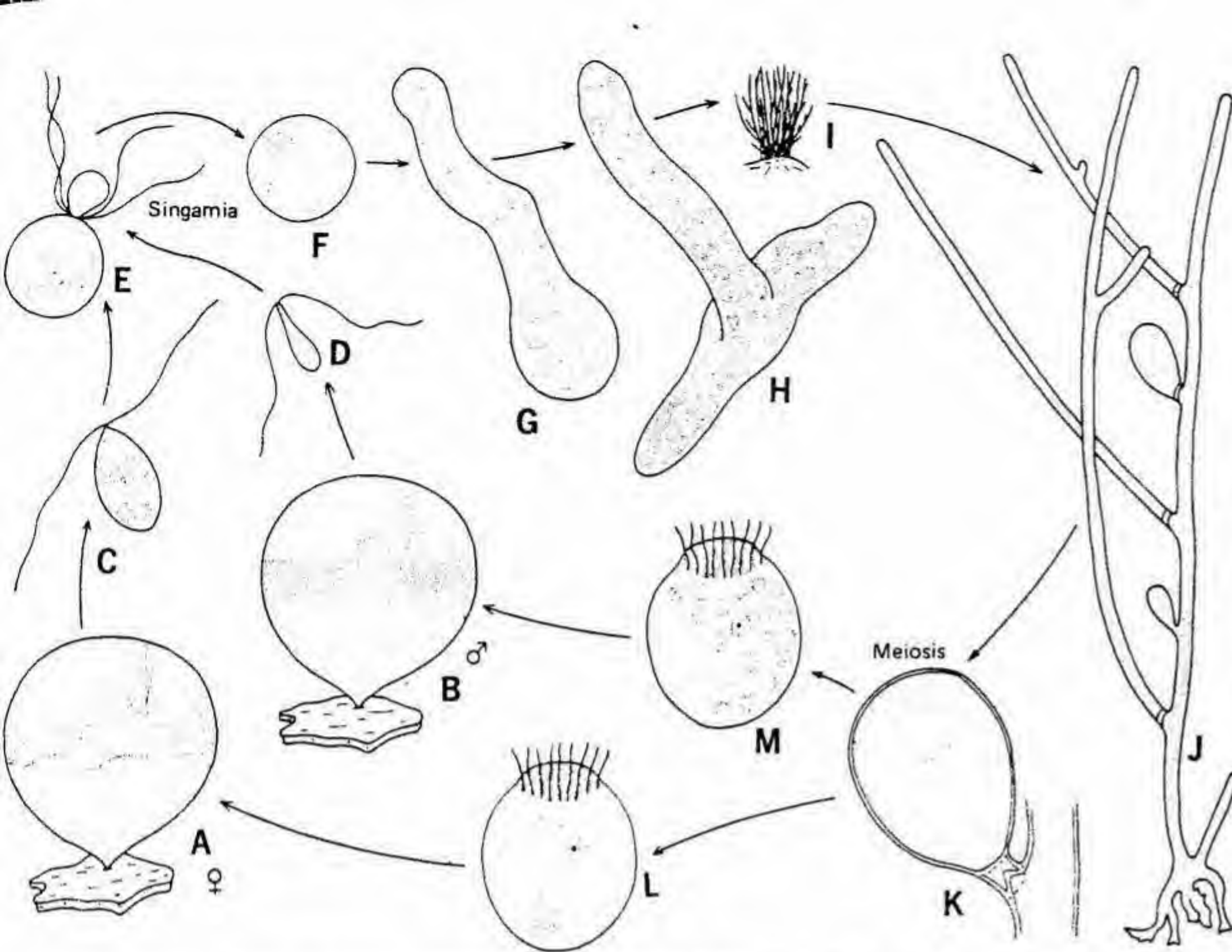


FIGURA 15-18 Ciclo vital gametofítico (*Codium*): A, gameto femenino; B, gameto masculino; C, fusión de los anisogametos (singamia); D, planozigoto; E, cigoto; F, fase juvenil filamentos; G, talo diploide maduro; H, vesículas con gametangios; I, gametangio masculino (meiosis); J, gametangio femenino (meiosis).

FIGURA 15-17 Ciclo vital esporal (*Derbesia*) con alternancia heteromórfica de generaciones: A, gametofito femenino maduro; B, gametofito masculino maduro; C, gameto femenino; D, gameto masculino; E, fusión de los anisogametos (singamia); F, cigoto; G, H, esporofito juvenil filamentos; I, J, fase *Derbesia*, madura; I, aspecto macroscópico; J, esporofito maduro, con dos meiosporangios; K, meiosporangio maduro (meiosis); L, M, meiosporas.

contas, con una coronita anterior de flagelos de longitud uniforme (fig. 15-17 L, M). Cuando estas zoósporas, después de nadar durante un breve período, se fijan, germinan y originan la fase gametofítica, o *Halicystis*. Este género pleomórfico debería denominarse actualmente *Derbesia*, puesto que esta fase fue la primera que se describió.

En *Codium*, un género marino, hay un tipo distinto de ciclo vital (fig. 15-18). En este género, que es anisógamo, los gametos se producen en gran número en gametangios claramente diferenciados (fig. 15-18 I, J) después de la meiosis. También en este caso la singamia (fig. 15-18 C) tiene lugar en el agua y el cigoto resultante es una célula de pared delgada (fig. 16-18 E). Germina inmediatamente para formar el talo diploide macizo constituido por filamentos cenocíticos agregados (fig. 15-18 G). También *Codium* se ha encontrado en el desarrollo de un talo a partir de

un gameto no fertilizado.

Otros órdenes de clorofíceas que no pueden incluirse en las tres líneas de evolución vistas hasta ahora son las zignematales y las edogoniales, dos grupos bien conocidos. Las zignematales comprenden géneros filamentosos como *Spirogyra*, *Zygnema*, y *Mougeotia* (fig. 15-19 A-C) y las desmidiáceas, como *Micrasterias*, *Staurostrum*, *Cosmarium* y *Closterium* (fig. 15-19 D-G). Ninguno de los componentes de este orden produce células flageladas. La reproducción sexual se realiza por conjugación de gametos más o menos ameboides y los cigotos resultantes se comportan también como células de reposo (fig. 15-20 C, D). La división vegetativa se realiza por fragmentación o por división celular. En las desmidiáceas la célula vegetativa está integrada por dos mitades o hemicélulas que constituyen imágenes simétricas respecto a un plano. Después de la división nuclear, cada hemicélula regenera la mitad que le

falta (fig. 15-21), produciendo así dos nuevas células hijas idénticas.

En las edogoniales, filamentosas (fig. 15-22), tanto las zoósporas (mitósporas y meiosporas) como los espermatozoides tienen los flagelos dispuestos en forma estefanoconta (fig. 15-22 C). En este orden la reproducción es oógama y los gametos se originan en gametangios especializados (fig. 15-22 B, D, E). En algunas especies se produce un tipo especial de mitóspora haploide (andróspora) que se fija cerca del oogonio y produce un filamento enano que origina espermatozoides (fig. 15-22 E). En una de las especies se ha puesto de manifiesto que esta espora especial se fija a ciertas células —células que también regulan la dirección del crecimiento del filamento enano— formando al final un oogonio precisamente encima del punto de inserción de la espora. Sin duda, la planta masculina enana produce alguna sustancia que desencadena la división, originando así el

oogonio. Dicho oogonio produce una sustancia gelatinosa que envuelve el anteridio, atrapando así los espermatozoides. Estos son atraídos asimétricamente hacia la abertura del oogonio por una sustancia producida en el momento de su apertura.

CLASE CAROFICEAS

DIVERSIDAD MORFOLOGICA

Las carofíceas constituyen un grupo relativamente pequeño que comprende algas que viven sobre todo en las aguas dulces, sumergidas y fijas al fondo. Aunque se conocen solamente unos seis géneros con unas 250 especies actuales, se conocen también otros géneros y numerosas especies procedentes del registro fósil. La mayoría de las especies incluidas en esta clase poseen membranas fuertemente calcificadas.

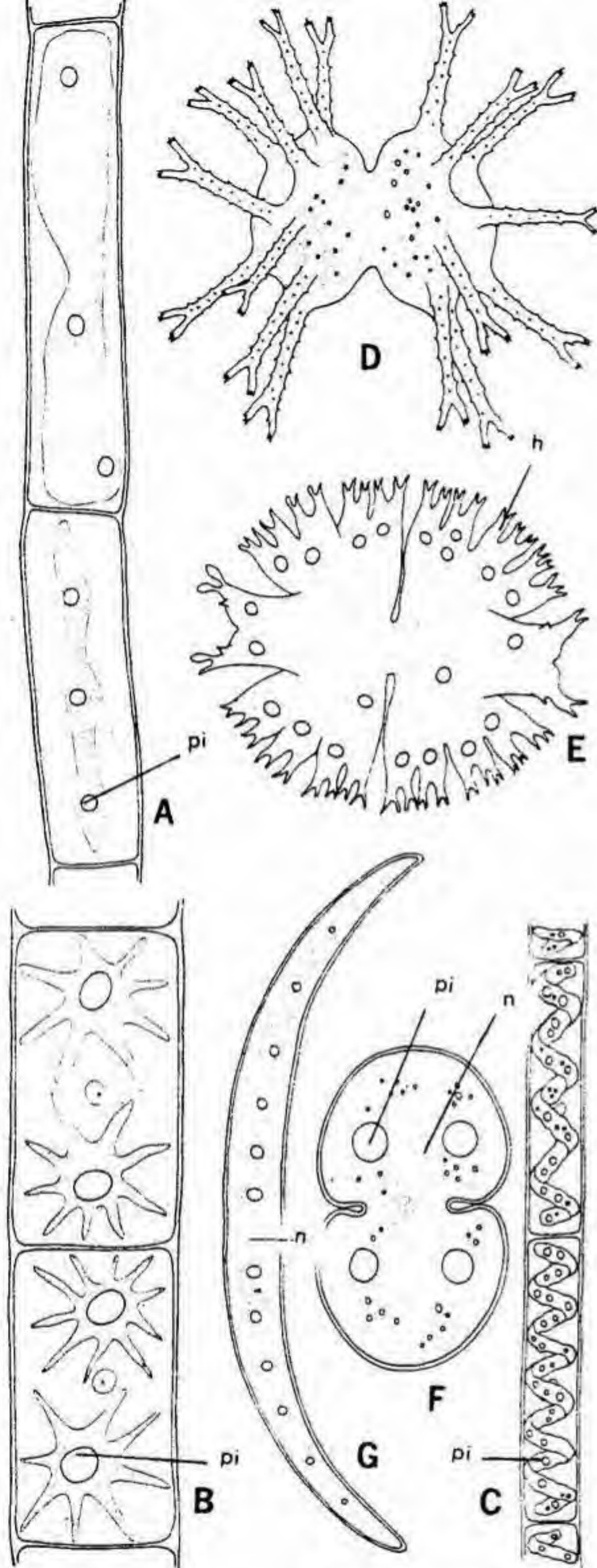


FIGURA 15-19 Diversidad morfológica en las zigneales. A-C, tipos filamentosos: A, *Mougeotia* x 510; B, *Zygnema* x 735; C, *Spirogyra*, x 215; D-G, desmidiáceas unicelulares: D, *Staurastrum*, x 264; E, *Micrasterias*, x 274; F, *Cosmarium*, x 220; G, *Closterium*, x 524. h, hemicélula; n, núcleo; cl, cloroplasto; pi, pirenoide.

Este grupo de algas es tan distinto morfológicamente y en especial por la estructura del órgano reproductor masculino, que algunos botánicos lo colocan en una división aparte. Las carofíceas ocupan una posición taxonómica alejada de las algas verdes, pero a juzgar por sus características bioquímicas probablemente tienen un origen evolutivo común con las clorofíceas. Es interesante hacer notar que algunos botánicos consideran que dichas algas se encuentran más cerca de los briófitos que de las algas propiamente dichas.

Las carofíceas se distinguen morfológicamente por su crecimiento apical y por estar diferenciadas en regiones nodales e internodales (fig. 15-23 A, B). A nivel de los nudos, aparecen verticilos de ramificaciones de crecimiento limitado. En algunos géneros, o en *Chara* (fig. 15-23 B), la región internodal se halla revestida por filamentos de células corticales, que también salen de los nudos y se extienden hacia arriba y hacia abajo sobre la superficie de las células internodales. En *Nitella* (fig. 15-23 A), falta esta corticación. En la base del talo ramificado de las carofíceas existe un sistema bien diferenciado de filamentos rizoidales ramificados y septados. La mayoría de las células son uninucleadas pero con frecuencia las grandes células internodales son plurinucleadas.

REPRODUCCION Y CICLO VITAL

La reproducción vegetativa se realiza por fragmentación de grupos especializados de células, pero no se producen nunca zoósporas. La reproducción sexual oógama es el principal tipo de reproducción y la mayoría de las especies producen sobre el mismo talo órganos reproductores masculinos y femeninos (fig. 23 B). Los oogonios (fig. 15-24 C) pueden considerarse unicelulares; sin embargo, los órganos reproductores masculinos son pluricelulares y de estructura compleja (fig. 15-24 D, E).

En *Chara*, el oogonio, que contiene un solo huevo, está unido a la región nodal del talo por una corta célula peduncular. Existen cinco células vegetativas y estériles de revestimiento, que se originan debajo del oogonio y crecen hacia arriba en forma espiral sobre la superficie de dicho oogonio hasta formar una cubierta celular protectora. Al llegar a la madurez, las células protectoras se reúnen y cubren el ápice del oogonio. Al final de cada una de las células de revestimiento

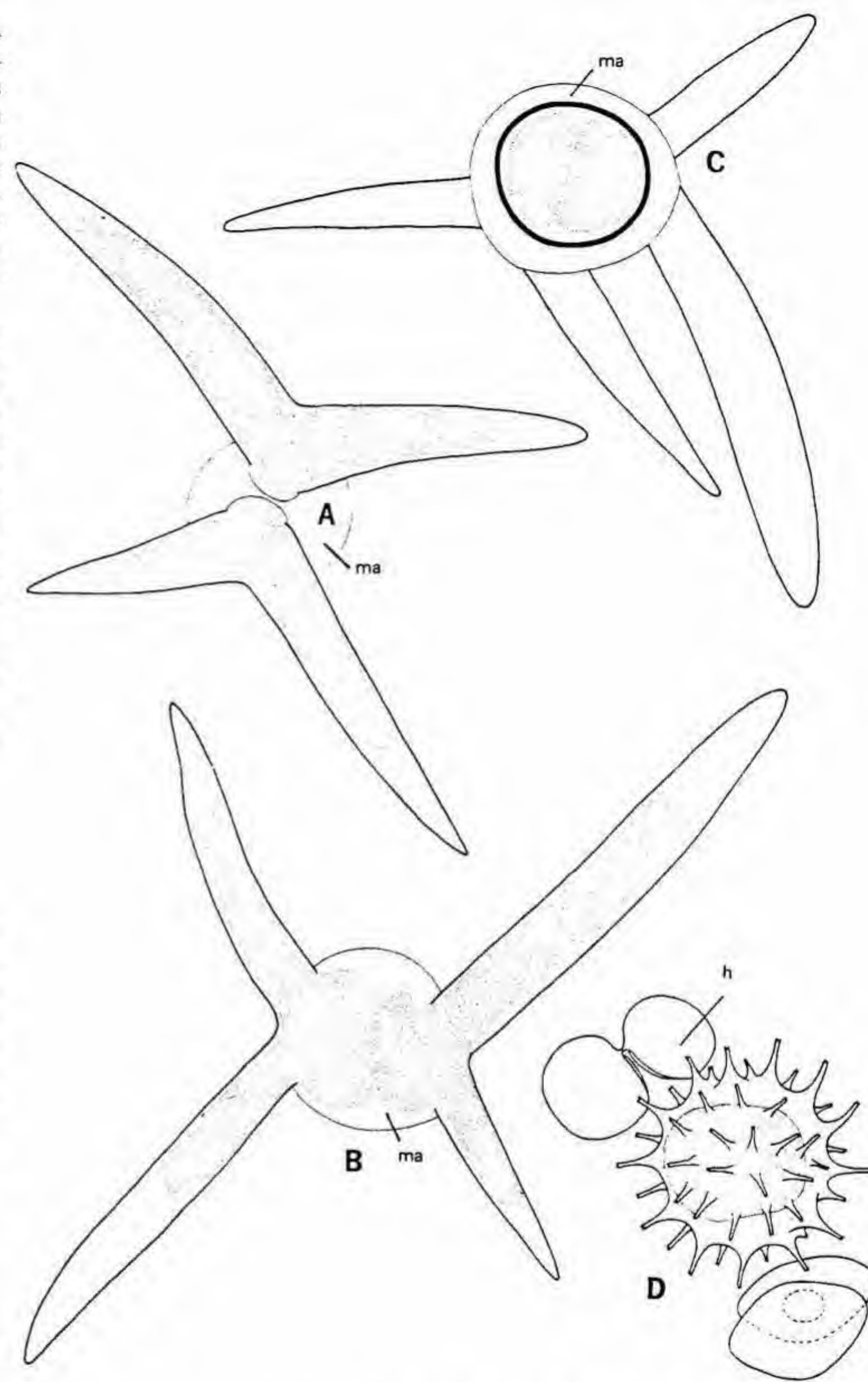


FIGURA 15-20 Reproducción sexual en las desmidiáceas. A, B, fusión de gametos ameboides de *Closterium* dentro de una matriz mucilaginosa (ma). C, D, cigotos: C, cigoto joven de *Closterium*, x 350; D, cigoto de *Cosmarium* en fase de reposo, h, hemicélula, x 350.

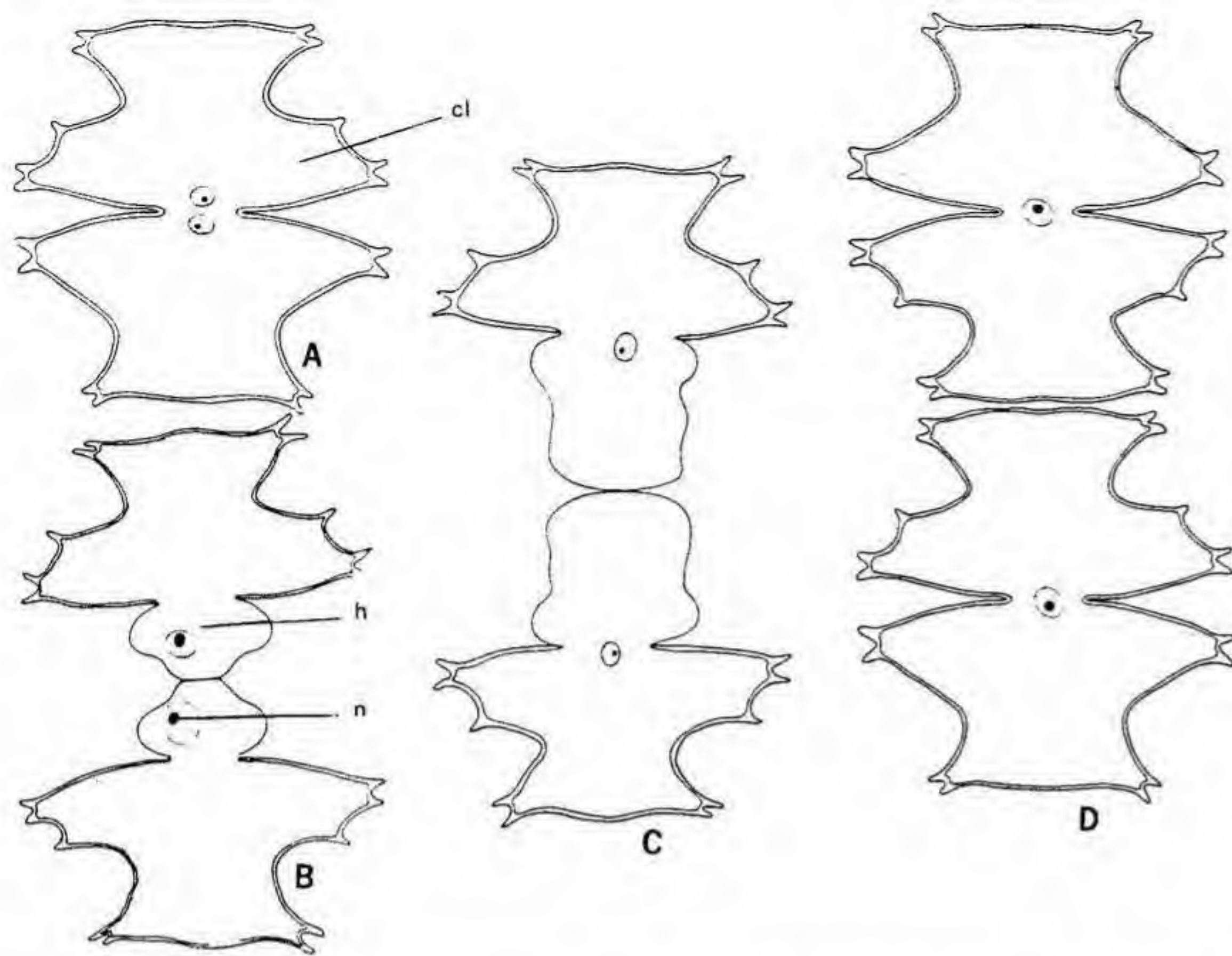


FIGURA 15-21 Reproducción asexual en las desmidiáceas, mostrando la regeneración de los hemisomas en *Micrasterias*, x 350: A, célula en fase binucleada; B, C, fases de la regeneración de los nuevos hemisomas (obsérvese la posición del cloroplasto y del núcleo en cada nuevo hemisoma), *cl*, cloroplasto; *n*, núcleo; *h*, hemicélula; D, regeneración de los hemisomas terminada.

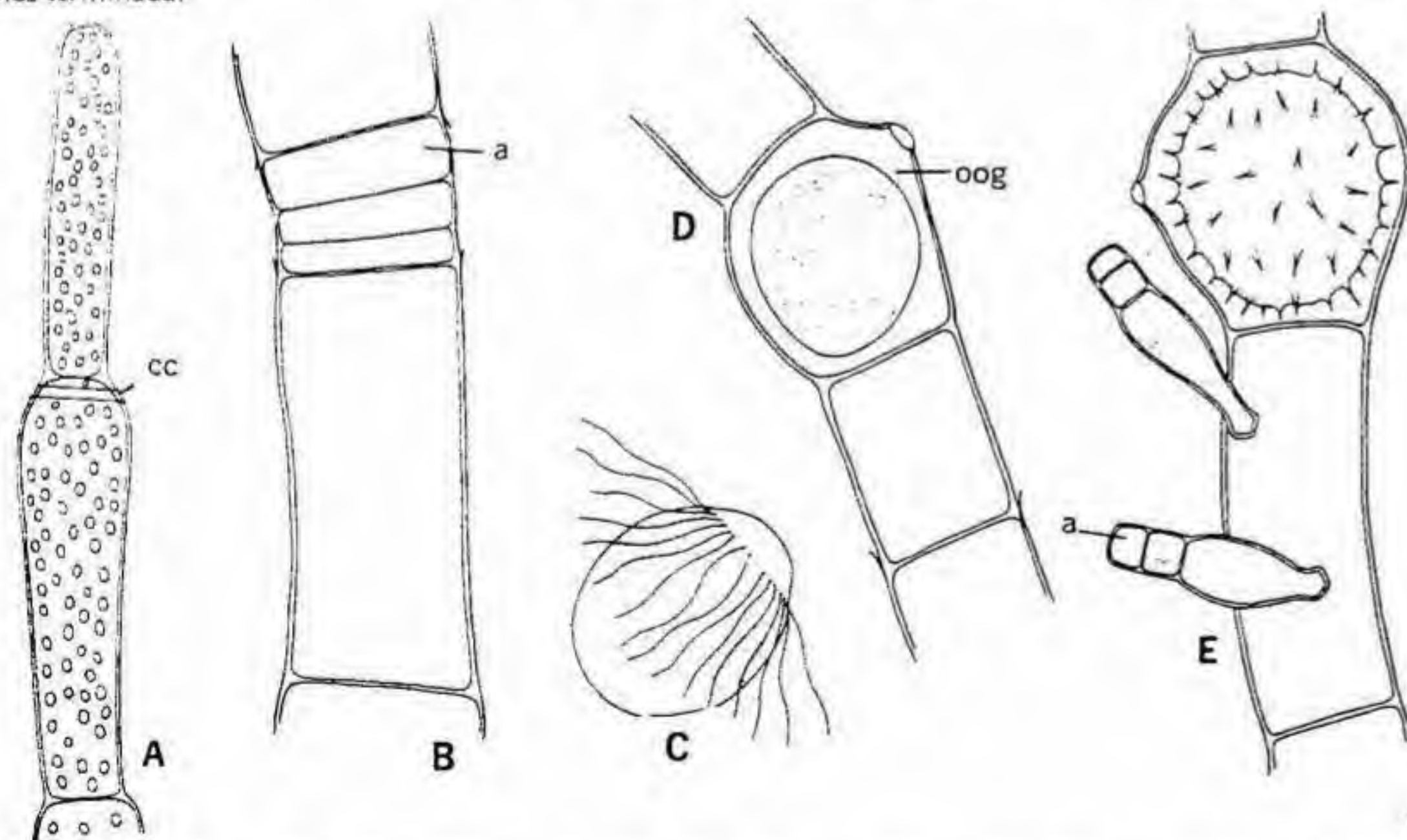


FIGURA 15-22 Morfología de *Oedogonium*: A, parte de un filamento vegetativo, mostrando un anillo o casquete de celulosa (*cc*), x 290; B, filamento con células anteridiales (*a*), cortas e inmaduras, x 740; C, espermatozoide multiflagelado, x 1700; D, filamento con un oogonio maduro (*oog*), que contiene un solo huevo, x 740; E, filamento con un cigoto equinulado, en fase de reposo y plantas masculinas enanas epifíticas, cada una con dos anteridios, x 875.

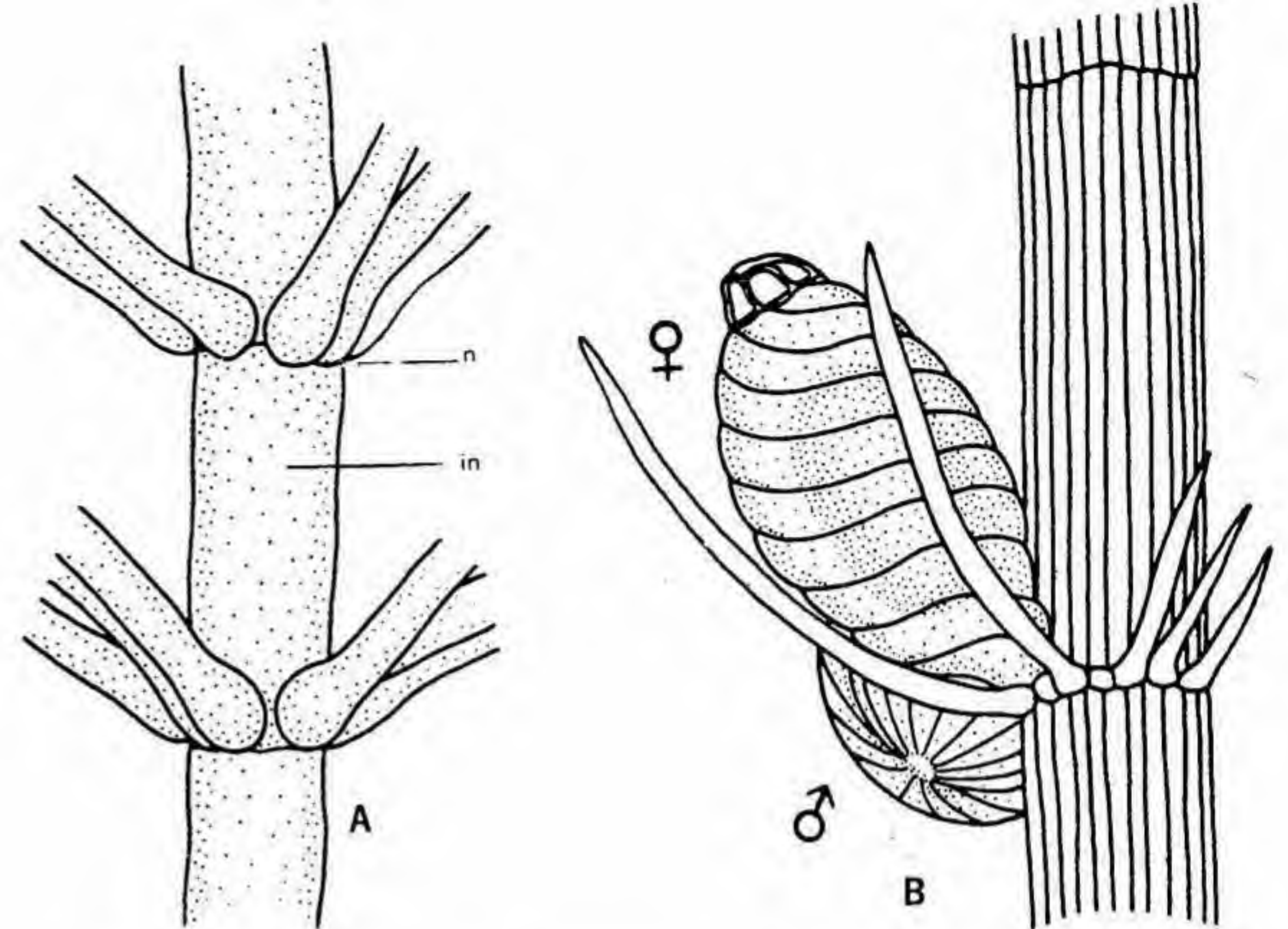


FIGURA 15-23 Morfología de las carofíceas: A, eje no corticado de *Nitella*, *n*, nudo; *in*, internudo, x 600; B, eje corticado de *Chara*, con un gametangio femenino (arriba) y un gametangio masculino (abajo) fijos a la región nodal, x 600.

se individualizan una o dos pequeñas células llamadas células coronulares que en conjunto constituyen la *corónula* (fig. 15-24 C). Los espermatozoides deben penetrar en el óvulo por entre estas células coronulares hasta entrar en contacto con la célula huevo. La estructura reproductora femenina, incluyendo las células protectoras externas, suele denominarse núcula u ovoyema.

A diferencia del desarrollo relativamente sencillo que observamos en el órgano reproductor femenino, la estructura reproductora masculina de *Chara* (anteridióforo) es la más compleja que se encuentra en las algas. Va también unida a la región nodal del talo y generalmente presenta el aspecto de una estructura esférica fija por una corta célula peduncular. En la fase inicial de su desarrollo (fig. 15-24 D) se observa una capa externa de células estériles que se diferencian a partir de un grupo interno de células fértiles. Esto es en teoría muy semejante al desarrollo del anteridio de un briófito. Las células externas crecen en tamaño y al llegar a la madurez forman ocho células estériles (escudos). Unida a la super-

ficie interna de cada uno de estos escudos se encuentra una pequeña célula (manubrio), que acaba originando células que forman uno o más filamentos anteridiales (fig. 15-24 E). Cada una de las células del filamento anteridial produce un sólo espermatozoide enrollado en espiral, que posee dos flagelos también espirales dirigidos hacia la parte posterior desde el punto de inserción apical. Este tipo de espermatozoide, comparable al de algunas plantas superiores, es posiblemente indicativo de la estrecha afinidad entre las carofíceas y los briófitos. Cada una de las células del filamento anteridial, o la totalidad de la estructura (el glóbulo o anteridióforo) puede interpretarse como un anteridio independiente.

La singamia tiene lugar *in situ* una vez que el espermatozoide ha penetrado en las células de la coronula y el cigoto segrega una pared resistente. Dicho cigoto, con lo que queda de la cubierta protectora, persiste generalmente constituyendo una forma de resistencia. En el momento de la germinación el núcleo del cigoto se divide meióticamente para producir cuatro núcleos haploides.

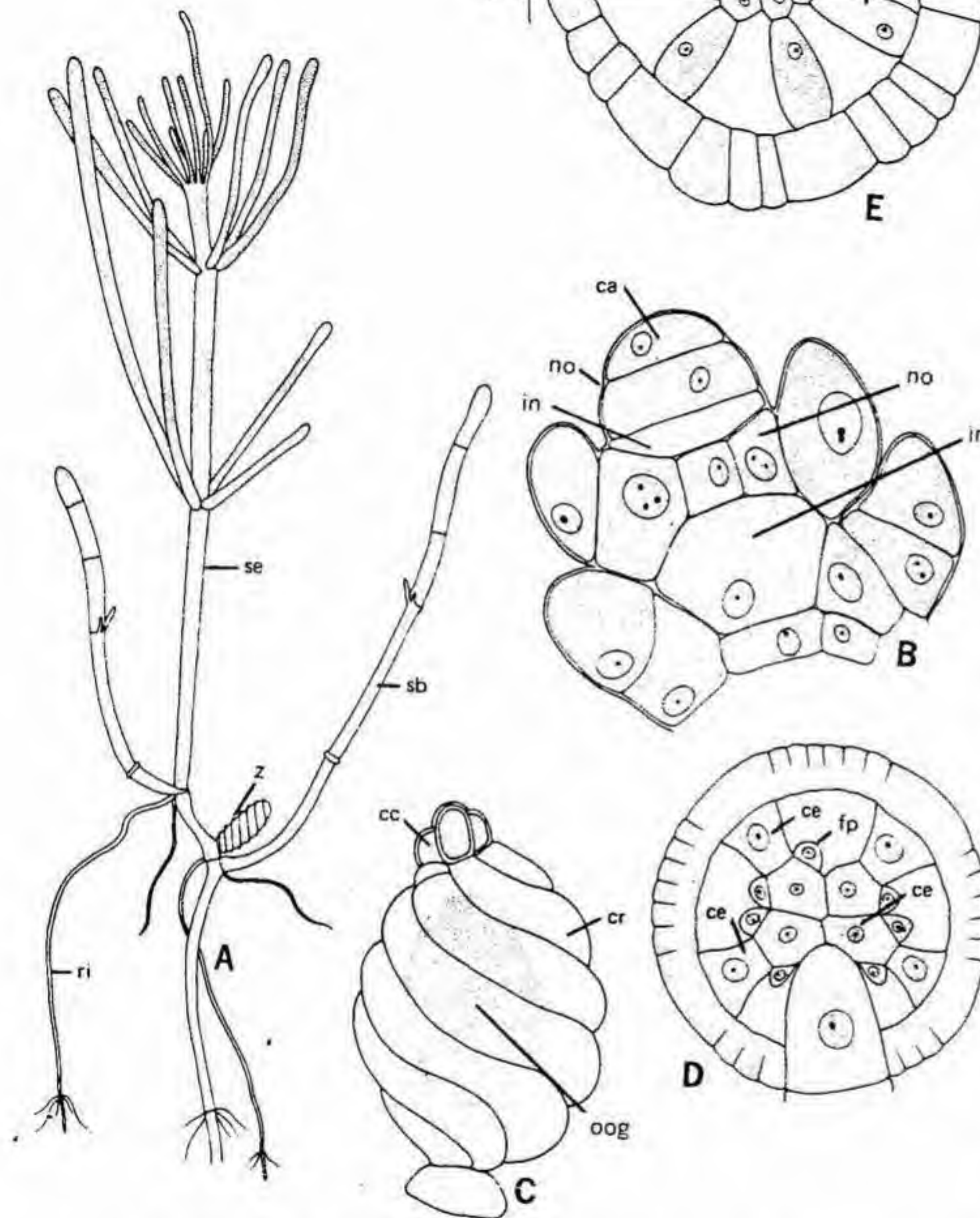


FIGURA 15-24 Morfología de *Chara*: A, talo juvenil formado por germinación de un cigoto (z), con sistema protonemático basal (sb), rizoides (ri) y un sistema erecto (se) con verticilos de ramitas, x 225; B, ápice del talo, mostrando una célula apical (ca) y los primordios de las zonas nodal (no) e internodal (in) alternantes, x 395; C, núcula (gametangio femenino) con células de recubrimiento (cr) arrolladas en espiral y cortas células coronulares (cc) que protegen el oogonio (oog); D, glóbulo (gametangio masculino) inmaduro, con filamentos preanteridiales (fp) y células estériles (ce), x 845; E, glóbulo maduro, con filamentos anteridiales y células estériles, x 750. (A, D, según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

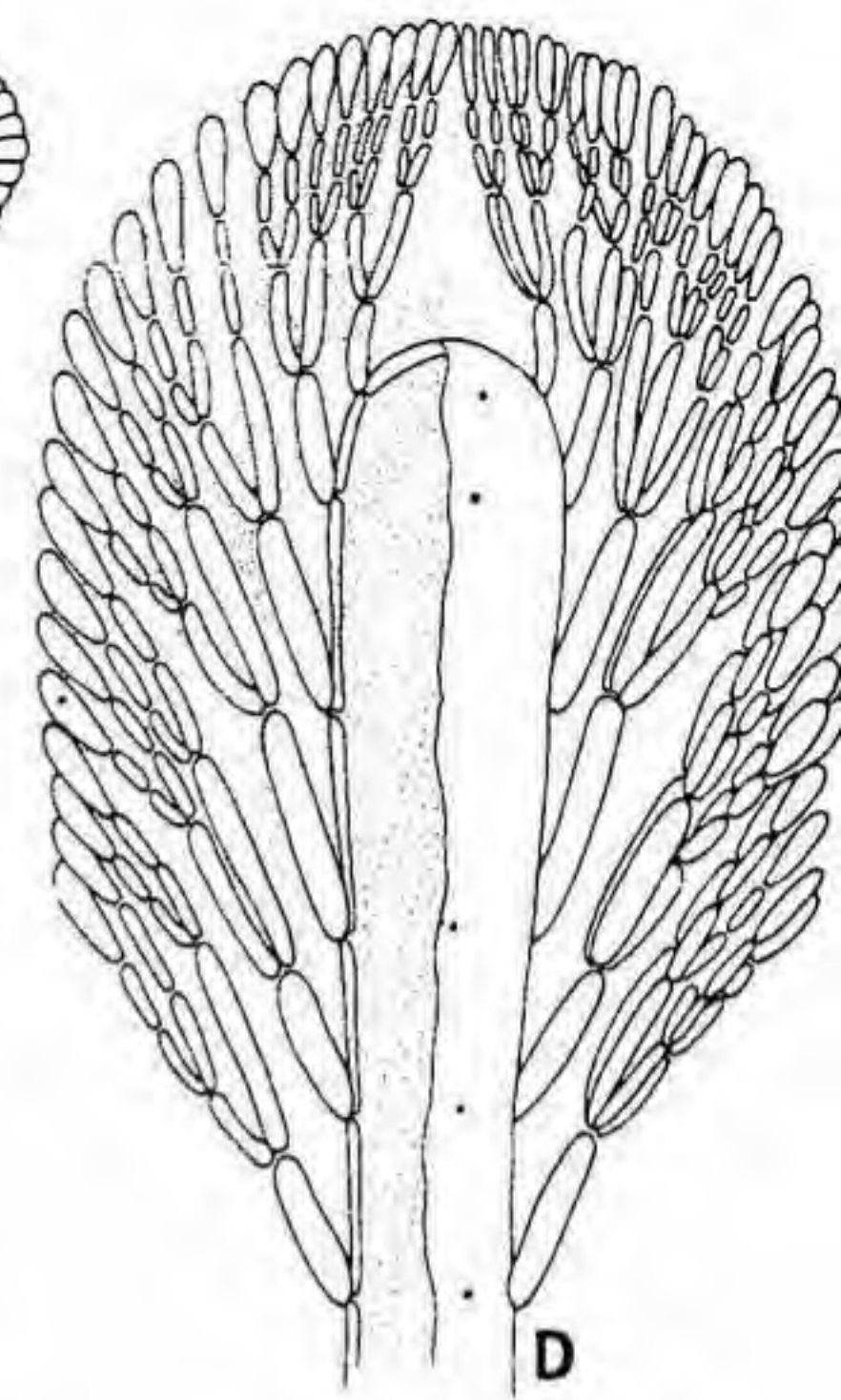
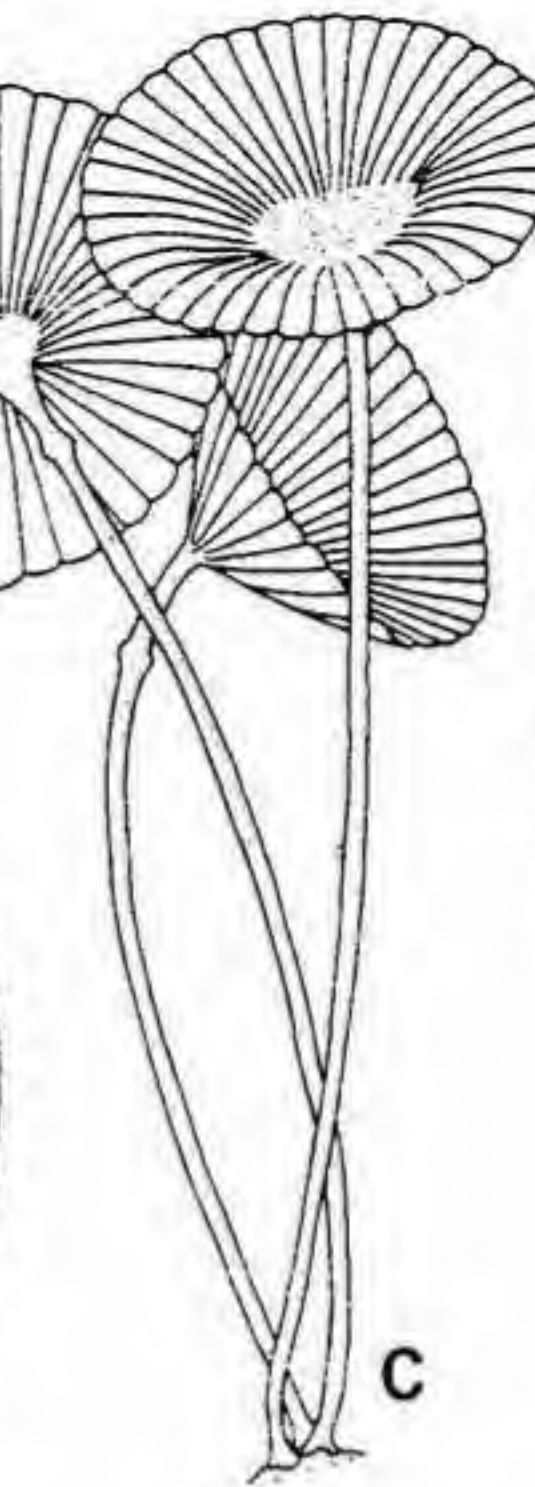
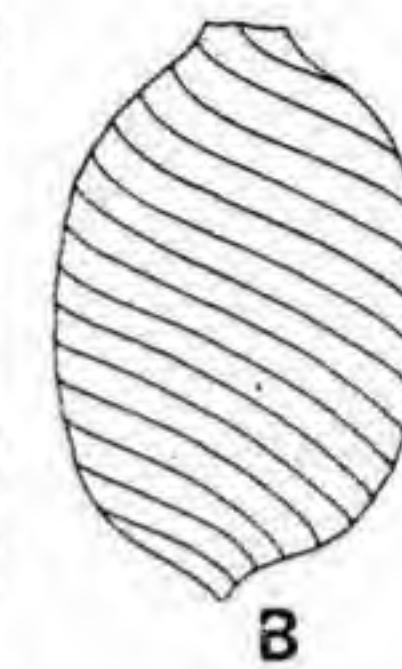
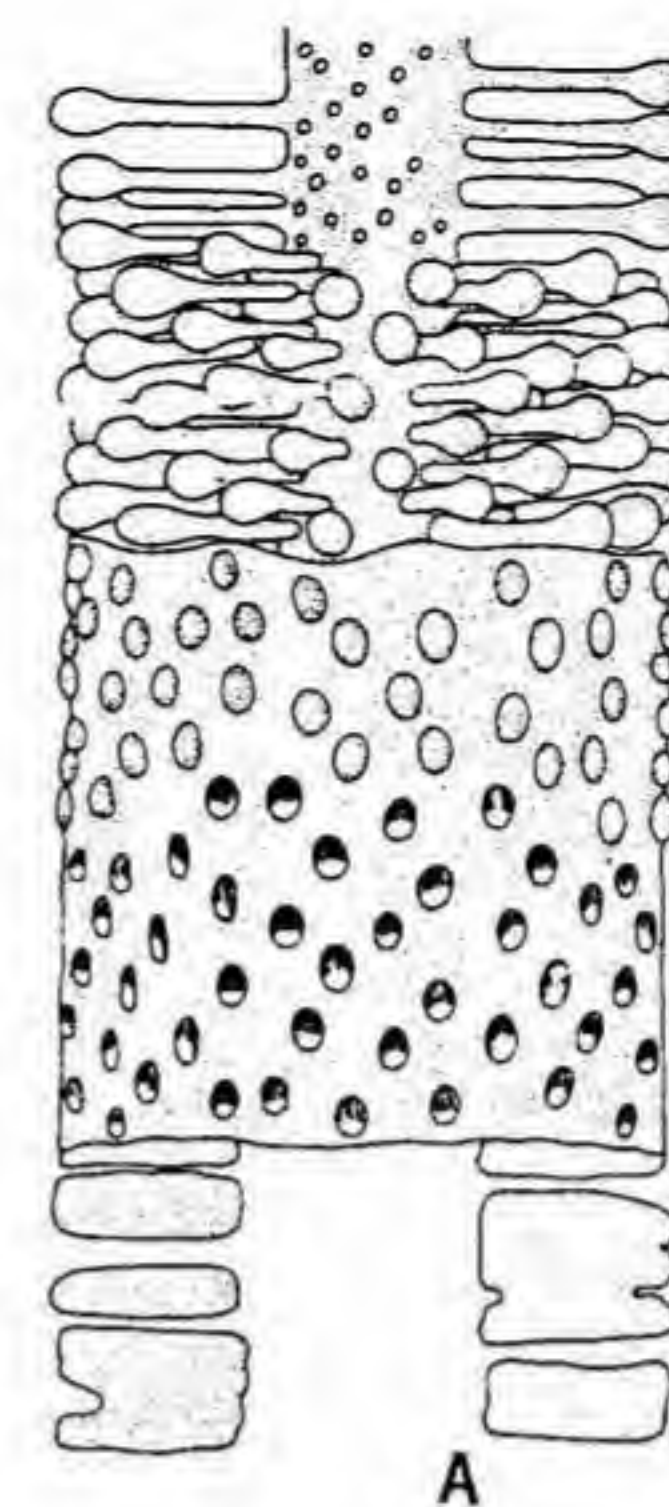
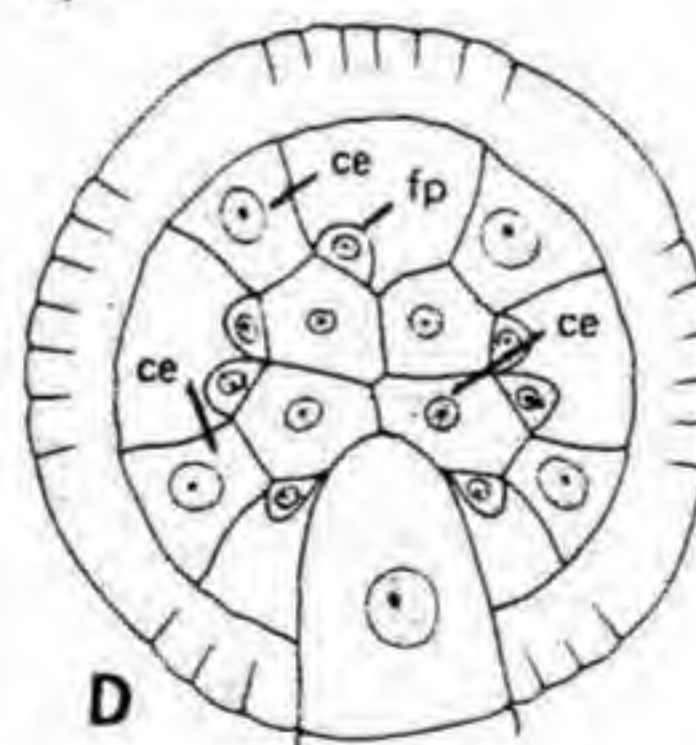
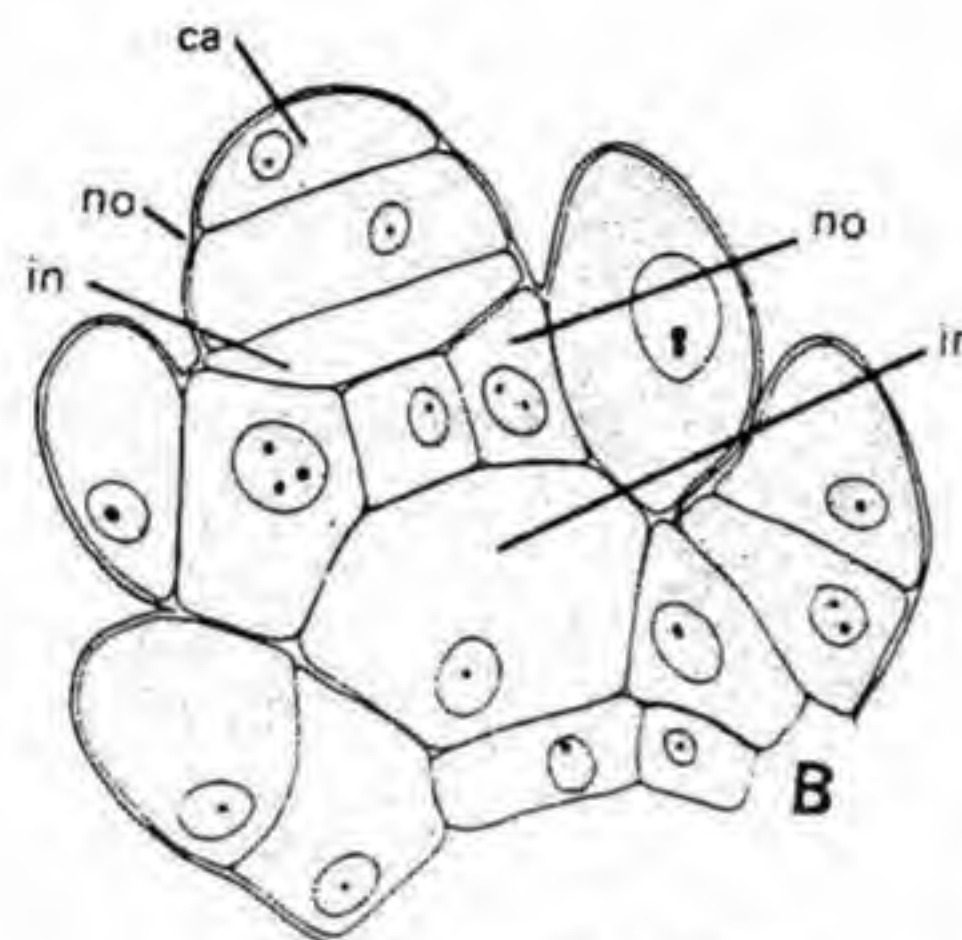
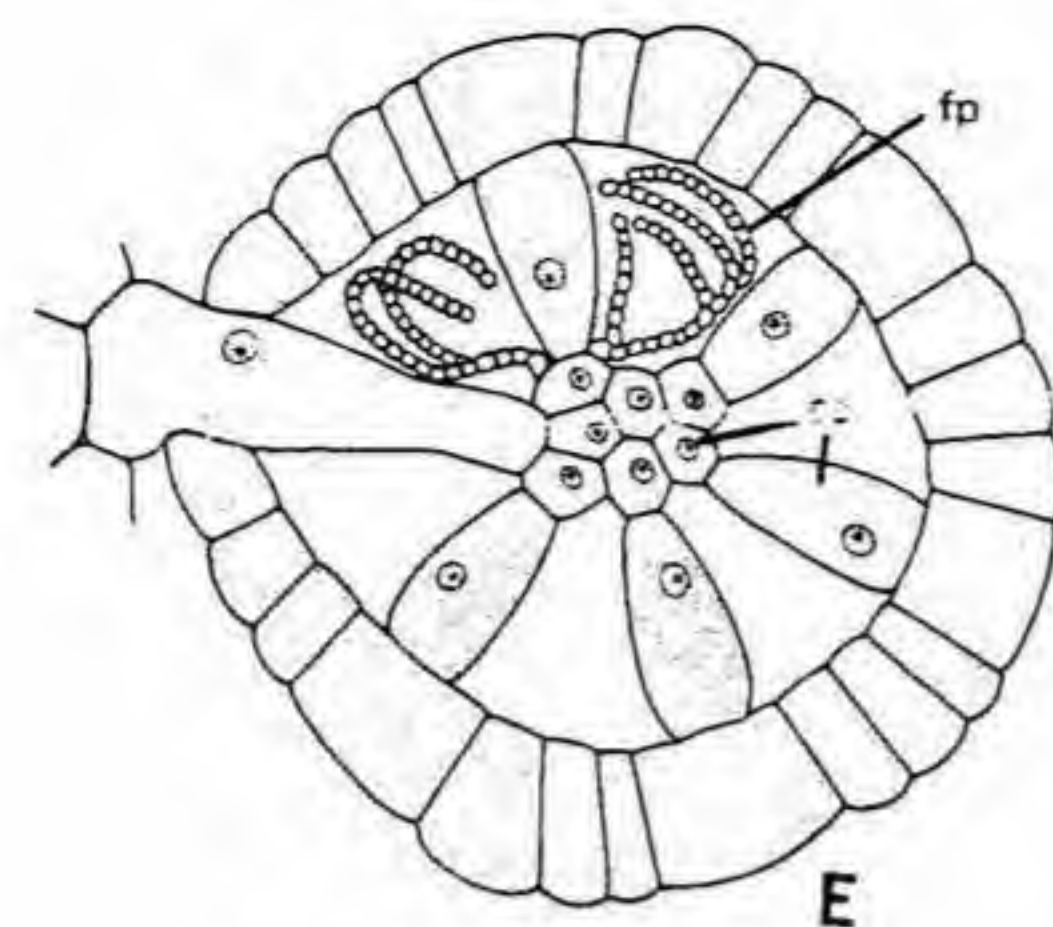


FIGURA 15-25 A-D, Clorófitos fósiles y vivientes: A, C, D, dasicladales (A, *Rhabdoporella*, fósil, x 180; C, *Acetabularia*, actual, x 1,5; D, *Paleodasycladus*, fósil, x 25). B, núcula fósil de *Chara*, mostrando la marca de las células de recubrimiento arrolladas en espiral, x 30. (A, D, según Pia, en *Handbuch der Paläobotanik*, de Hirmer, con permiso de R. Oldenburg.)

Tres de ellos según parece degeneran, y el núcleo funcional restante produce al principio una fase filamentosa, el protonema (fig. 15-24 A), que origina el talo típico, de crecimiento apical.

DISTRIBUCION Y ECOLOGIA DE LOS CLOROFITOS

Pocos otros grupos de algas tienen una tan amplia distribución y variedad de hábitats como los clorófitos. Pueden encontrarse en donde haya un poco de humedad y de luz. Las algas verdes viven con frecuencia flotando o nadando, formando parte del plancton de los lagos, estanques, ríos, pequeñas corrientes y en mucha menor medida en los océanos. Sin embargo, pueden ser muy abundantes en los estanques de la zona intermareal. En zonas confinadas, o en donde hay grandes floraciones de algas verdes planctónicas, el agua puede aparecer de color verde hierba. Existen muchas formas fijas, especialmente en el mar, donde los clorófitos presentan una amplia distribución vertical desde la zona intermareal hasta aguas más profundas. En aguas más frías,

son más conspicuas en las regiones con poco fondo y en la zona intermareal; pero en aguas más cálidas pueden extenderse hasta profundidades superiores a los 100 metros.

Aunque la mayoría de las algas verdes son acuáticas, algunas —como *Fritschella* y *Pleurococcus*, un género ubicuista— son terrestres y viven sobre superficies húmedas, como troncos de árboles, paredes mojadas e incluso sobre el limbo de hojas. Algunas, como *Chlorococcum*, se presentan sobre el suelo o formando parte de líquenes. La causa más frecuente de las “nieves rojas” es debida a la presencia de hematocromo citoplasmático en representantes de volvocales y clorococcales. Algunos órdenes —como los sifonocladales y dasicladales— son estrictamente marinos, mientras que las zignematales y las dedogoniales se encuentran solamente en las aguas dulces. La mayoría de los demás órdenes pueden vivir en ambos hábitats. De modo parecido algunos géneros son estrictamente marinos, como *Codium*, *Acetabularia*, *Siphonocladus*, *Dictyosphaeria* y *Chamaedoris*; otros son estrictamente dulciacuícolas, como *Volvox* y *Fritschella*; e incluso otros comprenden especies dulciacuícolas y es

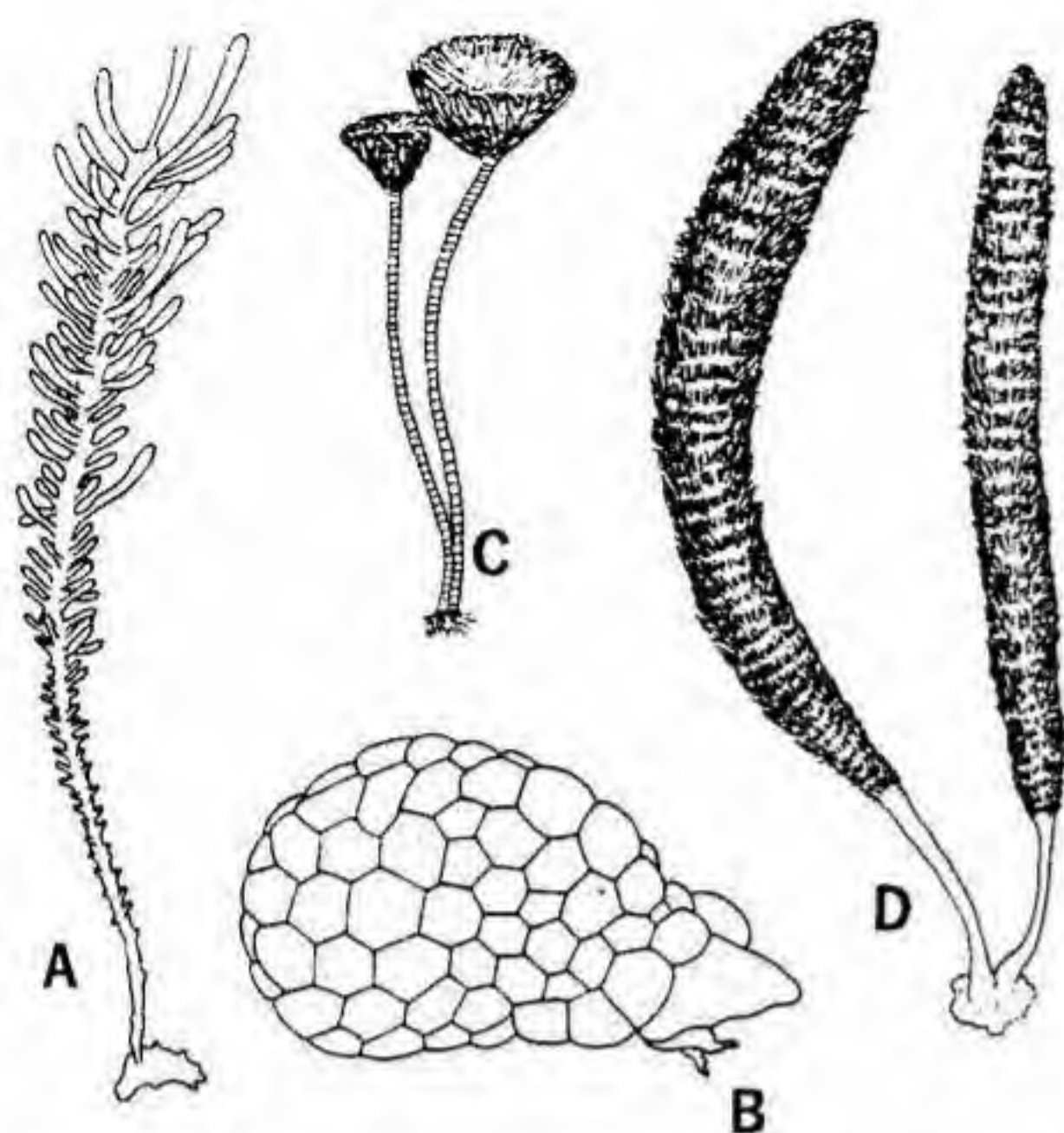


FIGURA 15-26 Representantes actuales de las dasicladales, sifonocladales y sifonales: A, *Siphonocladus*, x 3,5; B, *Dictyosphaeria* (joven), x 6; C, *Chara*, x 0,6; D, *Dasycladus*, x 3. (B, según Egerod, con permiso de la University of California Press.)

pecies marinas, como *Cladophora*.

Algunas algas verdes no planctónicas viven como epífitos sobre algas mayores o plantas superiores acuáticas; otras viven formando grandes fieltros flotantes o sumergidos. Algunas clorofíceas viven en el interior de las conchas de moluscos, o dentro de los tejidos de plantas superiores. Otras (*Zoochlorella*) viven en forma simbiótica en el interior de las células de ciertos protozoos y de otros invertebrados. Como observamos más arriba, algunas clorofíceas son incoloras, y viven en forma saprofítica o como parásitas de plantas o animales.

IMPORTANCIA Y USOS

Las algas verdes, al igual que las plantas verdes son importantes productores primarios. Aunque al parecer las clorofíceas planctónicas son menos importantes en el mar que otros fitoplanctones, son uno de los grupos de algas más importantes en el fitoplancton de agua dulce. Importancia semejante tienen las formas fijas en las regiones someras de las aguas dulces y del mar. Las especies planctónicas pueden ser más importantes en el mar de lo que parecen, puesto

que estas algas verdes están todavía poco conocidas en el medio marino. En lugares confinados las fases móviles de las especies marinas pluricelulares bentónicas pueden llegar a ser enormemente abundantes y colorear el agua de forma notable.

El hombre raramente emplea directamente las algas verdes. Especies de algunos géneros marinos, como *Ulva* (lechuga de mar) y *Monostroma*, han sido empleados como alimento (*laver*) en algunos países (especialmente en Japón y País de Gales), pero las algas verdes no se usan como alimento directamente. Los estudios dedicados a su cultivo han demostrado la posibilidad de emplear alguna de las pequeñas especies planctónicas, como ciertas especies de *Chlorella*, como fuente de alimentos; así se ha intentado en una cierta escala en Japón e Israel.

Algunas clorofíceas pueden actuar como contaminantes en los suministros domésticos de agua potable, a la cual confieren un sabor desagradable. Las especies planctónicas de las algas verdes se utilizan con frecuencia en los tanques de oxidación de las instalaciones de las aguas residuales. Como resultado de su actividad fotosintetizadora, estas diminutas especies pueden producir una gran abundancia de oxígeno, indispensable para llevar a cabo una rápida descomposición de las aguas residuales brutas por obra de los bacterios. Las sales nutritivas liberadas por esta actividad son empleadas para el crecimiento de las algas.

FILOGENIA

Se han citado varios restos fósiles de algas verdes de afinidades taxonómicas inciertas encontradas en materiales de hasta el período precámbrico. Sin embargo, un cierto número de grupos han dejado un registro excelente; algunos de ellos pueden relacionarse claramente con representantes modernos de las clorofíceas. Los más antiguos de estos fósiles corresponden al período ordovícico pero los clorófitos están bien representados a lo largo de todo el registro geológico hasta la época actual. En particular han quedado bien conservadas especies que pueden identificarse sin lugar a dudas como pertenecientes a las dasicladales. Estos grupos están con frecuencia íntimamente relacionados con la línea sifonada de evolución. Típicamente, presentan una capa externa de carbonato cálcico, que al llegar la muerte del alga se conserva bien, actuando como un molde dentro del cual se deposita nueva calcita. De este modo se producen fósiles fáciles de reconocer

que han contribuido de forma significativa a la formación de ciertas calizas. Las dasicladales son especialmente abundantes en depósitos del Pérmico, Triásico y Terciario. Según parece alcanzaron su máxima diversidad y complejidad en los períodos triásico y terciario, pero desde entonces su abundancia se redujo. De unos 70 géneros incluidos en las dasicladales, unos 60 se conocen solamente en el registro fósil. El resto comprende seis géneros conocidos solamente en formas actuales, y cuanta con formas actuales y fósiles como *Acetabularia* (fig. 15-25 C). El género fósil *Rhabdopora* (fig. 15-25 A) es al parecer el miembro más primitivo de las dasicladales conocidas. Está formado por un talo cilíndrico calcáreo, alargado, sembrado de poros y se encuentra en las rocas del Ordovícico y del Silúrico. También del Ordovícico y Silúrico son formas muy parecidas a ciertos géneros actuales, como el género fósil *Paleodasycladus* (fig. 15-25 D), que es estrechamente parecido al actual género *Dasycladus* (fig. 15-26 D).

Algunas de las sifonales, especialmente formas parecidas al género actual calcificado *Halimeda* (fig. 15-12 C), han sido muy importantes. Probablemente se encontraban ya en el período ordovícico, pero definitivamente se encuentran en el Pérmico y han sido abundantes en muchos períodos del Terciario. Se cree que *Halimeda* ha tenido importancia en el pasado (como la tiene aún en la actualidad) en la construcción de arrecifes aunque de forma secundaria, en comparación con el papel desempeñado por las algas rojas calcáreas incrustantes. En las sifonales se cree que un género fósil del Ordovícico, *Dimorphosiphon*, está íntimamente relacionado con *Halimeda*. Se trata de una forma calcificada, con un talo noptado y filamentosos.

Las clorofíceas han dejado también un importante registro fósil desde el período silúrico hasta la actualidad, aunque los restos fósiles son fragmentarios y prácticamente limitados a los oogonios (fig. 15-25 B). Estas estructuras fósiles, parecidas a los oogonios de las *Chara* actuales, son particularmente importantes en los yacimientos del Terciario inferior. Se conocen muchos géneros conocidos solamente del registro fósil, aunque existen otros como *Nitella* y *Chara* que tienen numerosos representantes tanto actuales como fósiles.

Por último, las algas verdes constituyen un grupo de plantas extremadamente antiguo. Hay quien cree que derivaron de bacterios fotosintetizadores y que todo el resto de los grupos de

algas, excepción hecha de los cianófitos y rodófitos puede haber derivado a partir de los clorófitos. Si todos esos complejos tipos fósiles de algas verdes reconocen un origen común en tipos unicelulares coloniales más sencillos, entonces el prototipo de esta división debe indudablemente reconocer su origen en algún grupo muy antiguo. Al mismo tiempo, la mayoría de los botánicos están de acuerdo en que las plantas superiores deben haberse originado por evolución a partir de las algas verdes. La estructura de las algas verdes no es tan compleja como la de algunos de los rodófitos o feófitos. Sin embargo, debe recordarse que las clorofíceas de organización más evolucionada probablemente dieron origen a plantas terrestres como los musgos o los helechos. La composición del complejo de pigmentos, la naturaleza bioquímica tanto de las paredes celulares como de las reservas alimenticias, ofrecen un cierto apoyo a este punto de vista.

Es fácil percatarse también de que en esta línea directa de evolución han tenido su origen un número relativamente importante de caminos evolutivos laterales. En algunos casos, han conducido a formas más bien complejas, que aunque avanzadas, poseen características que las convierten en realidad en "callejones sin salida" en su serie evolutiva. Hasta cierto punto puede decirse que este final de una línea determinada es impuesto por ella misma, puesto que la complicación introducida es lo último que un grupo de organismos puede realizar a partir de un grupo básico de partida. La línea volvocina constituye uno de los ejemplos más complejos y sorprendentes de este fenómeno. Un género muy sencillo, *Chlamydomonas*, se sitúa en el punto de partida de varias líneas. Las formas coloniales móviles que culminan en el género *Volvox*, indican un grado de especialización cada vez mayor. El tipo de organización más perfeccionado, y por ello la forma final correspondiente, es la gran colonia redondeada compuesta por centenares de células, la mayoría de las cuales son vegetativas. Las zigematales y las oedogoniales también parecen corresponder a derivaciones laterales que se desviaron de las principales líneas de evolución; su origen preciso es muy oscuro. De modo semejante, la línea sifonada (sifonales, dasicladales, y sifonocladales), aunque haya originado géneros muy complejos, no ha conducido a ningún otro grupo de plantas. La línea sifonada parece haber tenido más éxito en el pasado, mientras que en el presente los miembros de esta línea disminuyen en número. En cambio, puesto que la organiza-

ción parenquimática y heterótrica y la reproducción sexual oógama ha ido desarrollándose bien

en la línea tetrasporina quizá ésta fue el punto de partida de la evolución de las plantas superiores.

BIBLIOGRAFIA

- Borge, O. y Pascher, A., *Zygnemales*. En Pascher, A. (Ed.), *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 9. Jena: G. Fischer (1913).
- Egerod, L. E., "An Analysis of the Siphonous Chlorophycophyta, with Special Reference to the Siphonocladales, Siphonales, and Dasycladales of Hawaii". *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 25: 425-454 (1952).
- Friedman, I., "Structure, Life-History, and Sex Determination of *Prasiola stipitata* Suhr". *Ann. Bot., N. S.*, 23: 571-594 (1959).
- Fritsch, F. E., *The Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press (1935). Págs. 60-469.
- Gemeinhardt, K., *Oedogoniales*. En Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*, 2.^a ed. Vol. 12. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1938-1940).
- Heering, W., *Chlorophyceae 3*. En Pascher, A. (Ed.), *Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 6. Jena: G. Fischer (1914).
- *Chlorophyceae 4*. En Pascher, A. (Ed.), *Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 7. Jena: G. Fischer (1921).
- Huber-Pestalozzi, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*. Vol. 16, Pt. 5. En Thienemann, A. (Ed.), *Die Binnengewässer*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (1961).
- Iyengar, M. O. P., "Chlorophyta". En Smith, G. M. (Ed.), *Manual of Phycology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica (1951). Págs. 21-67.
- Kolkwitz, R. y Krieger, J., *Zygnemales*. En Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*. Vol. 13(2). Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1941-1944).
- Krieger, W., *Desmidiaceen*. In Rabenhorst, L. (Ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*. Vol. 13(1). Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft (1937).
- y Gerloff, J., "Die Gattung *Cosmarium*". *Nova Hedwigia*, Suppl. 1 (1962).
- Lemmerman, E., Brunthaler, J. y Pascher, A., *Chlorophyceae 2*. En Pascher, A. (Ed.), *Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 5. Jena: G. Fischer (1915).
- Levine, R. P. y Ebersold, W. T., "The Genetics and Cytology of *Chlamydomonas*". *Ann. Rev. Microbiol.*, 14: 197-216 (1960).
- Pascher, A. y Printz, H., *Chlorophyceae 1*. En Pascher, A. (Ed.), *Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs, und der Schweiz*. Vol. 4. Jena: G. Fischer (1927).
- Randhawa, M. S., *Zygnemaceae*. Nueva Delhi, India: Indian Council Agric. Res. (1959).
- Rawitscher-Kunkel, E. y Machlis, L., "The Hormonal Integration of Sexual Reproduction in *Oedogonium*". *Am. J. Bot.*, 49: 177-183 (1962).
- Smmith, G. M., *Marine Algae of the Monterey Peninsula, California*. Palo Alto, Calif.: Stanford University Press (1944). Págs. 25-76.
- *Cryptogamic Botany*, 2.^a ed. Vol. 1: *Algae and Fungi*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955). Págs. 12-130.

- Starr, R. C., "A Comparative Study of *Chlorococcum* Meneghini and Other Spherical, Zoospore-producing Genera of the Chlorococcales". *Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. No. 20* (1955).
- Taylor, W. R., *Marine Algae of the Northeastern Coast of North America*, 2.^a ed. Ann. Arbor: University of Michigan Press (1957). Págs. 36-95.
- Tiffany, L. H., *Oedogoniaceae, a Monograph*. Columbus, Ohio: Editado por el autor (1930).
- *Oedogoniales: Oedogoniaceae*. *North Amer. Flora*, 11(1). Nueva York: New York Botanical Garden (1937).
- Transeau, E. M., *The Zygnemataceae*. Columbus, Ohio: Ohio State University Press (1951).
- Est, G. S., West, W. y Carter, N., *A Monograph of the British Desmidiaceae*. Vols. 1-5. Londres: Ray Society (1904-1923).
- Wood, R. D., "A Review of the Genus *Nitella* (Characeae) of North America". *Farlowia*, 3: 331-398 (1948).

DIVISIÓN BRIÓFITOS

Los musgos y plantas con ellos relacionados pertenecen a una división única, los briófitos. Esta división comprende las plantas verdes terrestres más primitivas; tanto por su morfología como por su anatomía los *briófitos* son estructuralmente sencillos. Tanto el gametófito como el esporófito son relativamente conspicuos, y cada uno de ellos ha desarrollado por evolución un cierto número de características distintivas. Los briófitos constituyen una fuente de información potencialmente importante, aunque en general pasada por alto, sobre la influencia cromosómica en la morfología de las generaciones diploides y haploides.

Con frecuencia se habla de los briófitos como plantas arquegoniadas. A semejanza de las plantas vasculares primitivas, los briófitos poseen un órgano sexual femenino pluricelular típico, el *arquegonio*, en el cual se encuentra encerrado el huevo (fig. 16-1 B, C). En los briófitos el arquegonio tiene forma de botella de cuello alto, mientras que en las plantas con flores esta estructura bien diferenciada en forma de botella queda sustituida por estructuras mucho más reducidas de desarrollo citológico más complejo.

Algunos autores utilizan el nombre *atraqueados* con preferencia a briófitos para designar esta división de plantas. Este nombre evita las confusiones causadas por las diferentes aplicaciones del término briófitos y destaca el hecho de que estas plantas carezcan del sistema vascular. Algunos autores restringen la división briófitos para incluir en ella exclusivamente los musgos. En algunos casos, las hepáticas y las antoceroideas se incluyen en una división única, los hepatófitos; o bien son las hepáticas las que se colocan en una

división separada, las hepáticas, y las antocerotópsidas en otra, los antocerófitos. En este texto, la división briófitos comprende las hepáticas, antocerotópsidas y musgos, y de cada uno de estos grupos se hace una clase independiente.

Los briófitos constituyen un grupo aislado; no están relacionados de cerca con ningún otro grupo de plantas ni han servido como antecesores de otros grupos de plantas. De todos los grupos vegetales, los psilófitos y los pterófitos parecen ser los que presentan relaciones más próximas con ellas. Partiendo de esta base, se cree que los briófitos se han originado a partir de antecesores psilófitos o pre-psilófitos. Otro punto de vista es el de que los briófitos pueden haber evolucionado a partir de un antecesor del grupo de las algas verdes y no del grupo de las plantas vasculares primitivas.

En general los briófitos se dividen en tres clases: hepáticas, antocerotópsidas y musgos. Las hepáticas están representadas por aproximadamente unas 9000 especies distribuidas en 240 géneros; las antocerotópsidas con 5 géneros y aproximadamente 100 especies; los musgos, que comprenden aproximadamente 670 géneros y cerca de 14 500 especies.

Todos los briófitos son pequeños: las especies erectas de mayores dimensiones alcanzan 60 cm de altura; algunos musgos postrados o acuáticos alcanzan más de un metro de longitud. En los bosques pluviosos de regiones frías algunos musgos epifíticos alcanzan longitudes superiores a 60 cm. Los briófitos más pequeños son prácticamente microscópicos; un musgo, *Ephemerum serratum*, tiene de 1 a 2 mm de altura, y algunas especies de *Cephalozia*, una hepática, son difícilmente visibles a simple vista.

La mayor parte de los briófitos son de vida estrictamente terrestre y crecen en medios húmedos; sin embargo, algunos crecen en lugares áridos y unos pocos son esencialmente acuáticos. No se conocen briófitos que crezcan sumergidos en agua salada y ninguna especie toleraría la temperatura reinante en las fuentes termales. Sin embargo, algunas especies —como *Grimmia maritima*— están estrictamente restringidas a la zona costera, y otras crecen muy cerca de las fuentes termales.

Los briófitos no poseen estructuras especializadas para la absorción de iones minerales ni de agua y, en su mayoría, carecen también de sistema conductor interno para la circulación de las materias primas necesarias para la fotosíntesis. Algunos musgos, pero muy pocas hepáticas,

poseen un sistema conductor central en su tallito. En estos musgos el agua que contiene los iones minerales es absorbida desde el sustrato con ayuda de los rizoides y conducida hasta las hojitas y hasta el resto de la planta a través de este sistema conductor. La mayoría de los briófitos absorben agua rápidamente, y algunos de ellos, especialmente *Sphagnum*, pueden absorber enormes cantidades de ella. Sin embargo, todos los briófitos se secan muy rápidamente cuando se encuentran en atmósfera seca.

GAMETOFITO

El gametófito, la generación más aparente en la mayoría de los briófitos, es taloso (en forma laminar laciniada) o folioso. En este último caso el vástago principal (o *caulidio*) presenta hojitas laterales aplanadas (o *filidios*). Las hojitas están formadas en general por una sola capa de células, pero en algunas especies pueden ser pluriestratificadas. De ordinario, el tallito presenta también una estructura sencilla. Las células externas (corticales) tienden a ser más grandes o más pequeñas que las del cilindro central. Al principio estas células corticales contienen en general clorofila, pero en la mayoría de los briófitos el pigmento verde desaparece a medida que el gametófito envejece.

El gametófito puede ser anual o perenne. En algunos briófitos gran parte del talo muere durante la estación desfavorable, pero algunas partes de él persisten y regeneran el gametófito cuando vuelven a regir las condiciones favorables.

En general el gametófito se fija al sustrato por medio de rizoides. En la mayoría de los briófitos estos rizoides no poseen acción absorbente alguna. Se trata de filamentos de células, ramificados o no, o bien consisten en una célula tubulosa alargada que parte del tallito o de las hojitas y que se extiende hacia el interior o sobre la superficie del sustrato.

En los briófitos, el órgano sexual femenino (fig. 16-1 B, C) es microscópico, en forma de botella y pluricelular. En general el *cuello* está constituido por cinco o seis filas longitudinales de células y esta capa externa *uniestratificada* (de una célula de espesor) rodea un filamento axial de células que ocupa el *canal del cuello*. La parte interior ensanchada del arquegonio es el *vientre*, que con frecuencia tiene más de una célula de espesor y encierra un único óvulo. Con frecuencia el arquegonio posee un corto pedúnculo

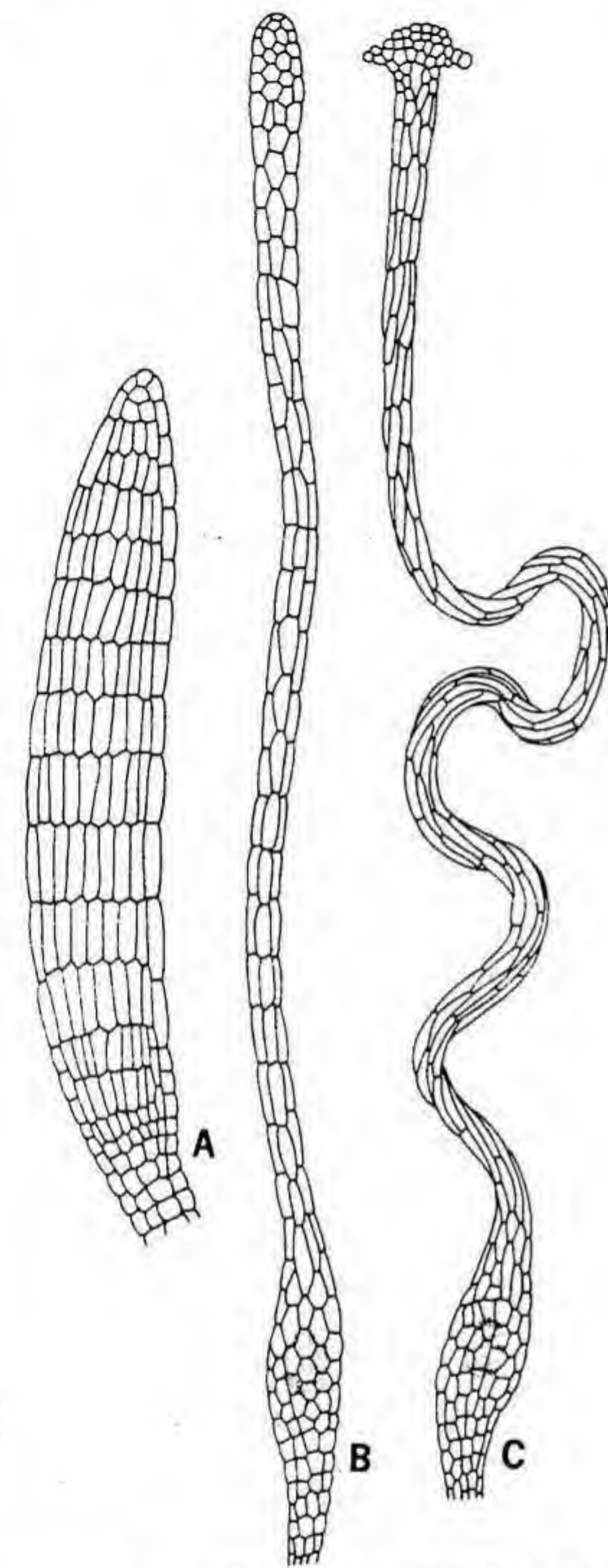


FIGURA 16-1 Organos sexuales de los briófitos. A-C, *Polytrichum formosum*: A, anteridio, X 180; B, arquegonio, en cuyo interior se observa el óvulo (encerrado en el vientre) y el cuello muy alargado, X 180; C, arquegonio una vez realizada la fecundación, X 180. (Según Schimper.)

pluricelular. El canal del cuello del arquegonio maduro acaba lleno con los restos semifluidos de las células del canal del cuello desintegradas, materiales que difunden hacia el exterior cuando el

agua rodea el arquegonio. En general, cada gametófito produce varios arquegonios, que suelen estar rodeados por un manguito protector o un verticilo de hojitas.

El órgano sexual masculino, el anteridio (fig. 16-1 A), está unido en general al gametófito mediante un pedúnculo, es siempre pluricelular y presenta una forma alargada o esférica. La cubierta externa de células es siempre estéril, y cada una de las células internas origina un solo espermatozoide. Cuando el anteridio está maduro y en condiciones de humedad suficiente, la cubierta estalla por acción de la presión de turgencia, liberando centenares de espermatozoides espiralados y provistos de flagelos anteriores. Uno de ellos llega a unirse con un óvulo y forma el cigoto.

EL ESPOROFITO

Aunque de algunos briófitos no se conoce que produzcan esporófitos, en su mayoría los producen por división mitótica del cigoto, diferenciándose para originar una estructura morfológicamente distinta. A medida que el esporófito se desarrolla, las células del vientre y del pedúnculo del arquegonio también se dividen para formar una envoltura —la caliptra— que protege el desarrollo del esporófito. En la mayoría de los esporófitos las células basales, o pie, forman con el gametófito un tipo de unión que podríamos considerar un haustorio, de modo que los alimentos sintetizados por el gametófito son absorbidos por el esporófito en desarrollo. El mismo esporófito suele contener clorofila hasta el momento de producir esporas. Sin embargo, a medida que madura la clorofila va desapareciendo.

CICLO VITAL

El ciclo vital básico de los briófitos empieza con la germinación de la espora haploide, que en general produce un gametófito fotosintético (fig. 16-2, 3). En la mayoría de los musgos el gametófito empieza adoptando la forma de **protonema** filamentos y muy ramificado; pero en la mayoría de las hepáticas y de las antocerotaes empieza como un protonema muy sencillo y constituido por pocas células que produce a continuación un gametófito más diferenciado, ya sea taloso, ya folioso. El protonema es una estructura pluricelular relativamente indiferenciada que precede el

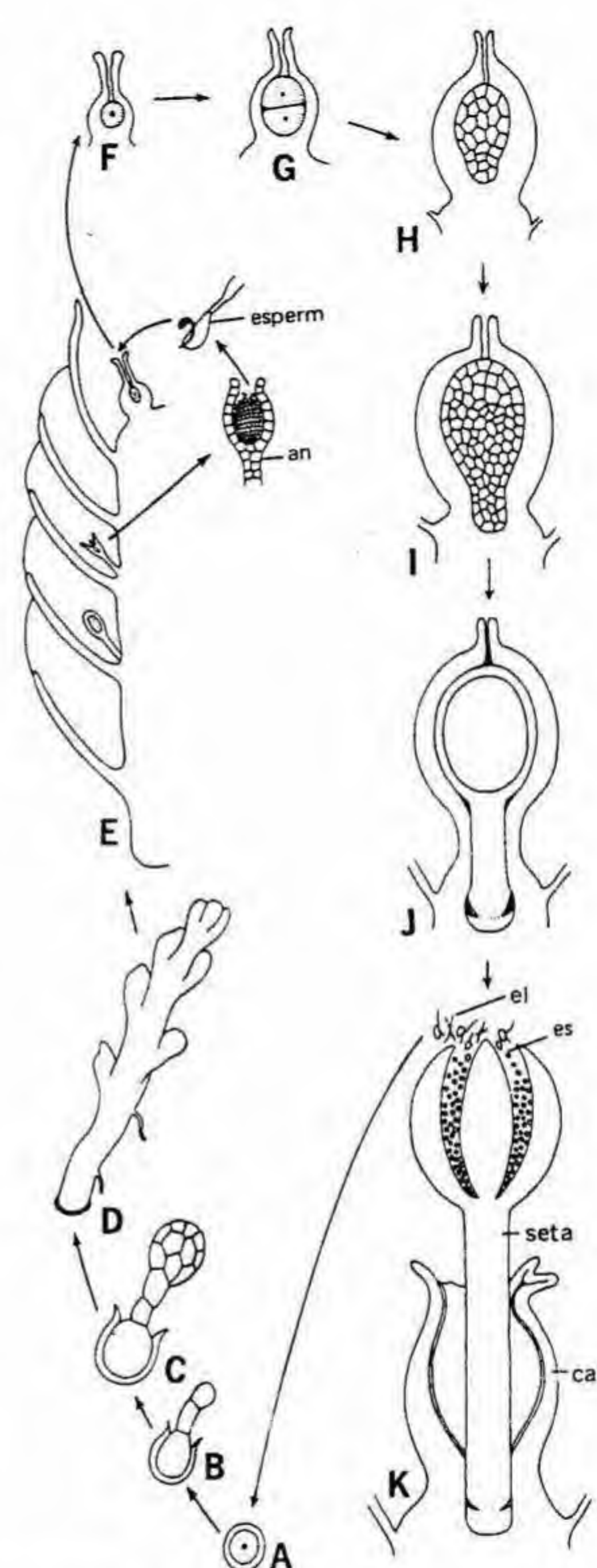


FIGURA 16-2 Ciclo vital de una hepática foliosa típica: A-D, germinación de la espora y desarrollo del gametófito; E, detalle del ápice de un brote fértil mostrando anteridios, un arquegonio y la fecundación; F-J, desarrollo del cigoto y diferenciación del esporófito; K, esporangio maduro abriéndose para soltar las esporas. *an*, anteridio; *ap*, apófisis; *arq*, arquegonio; *cal*, caliptra; *col*, columela; *op*, opérculo; *per*, diente del peristoma; *periq*, periquecio; *prot*, protonema; *ri*, rizoide; *seta*, seta; *es*, espora; *sperm*, espermatozoide. (Según Schuster, con permiso de *American Midland Naturalist*.)

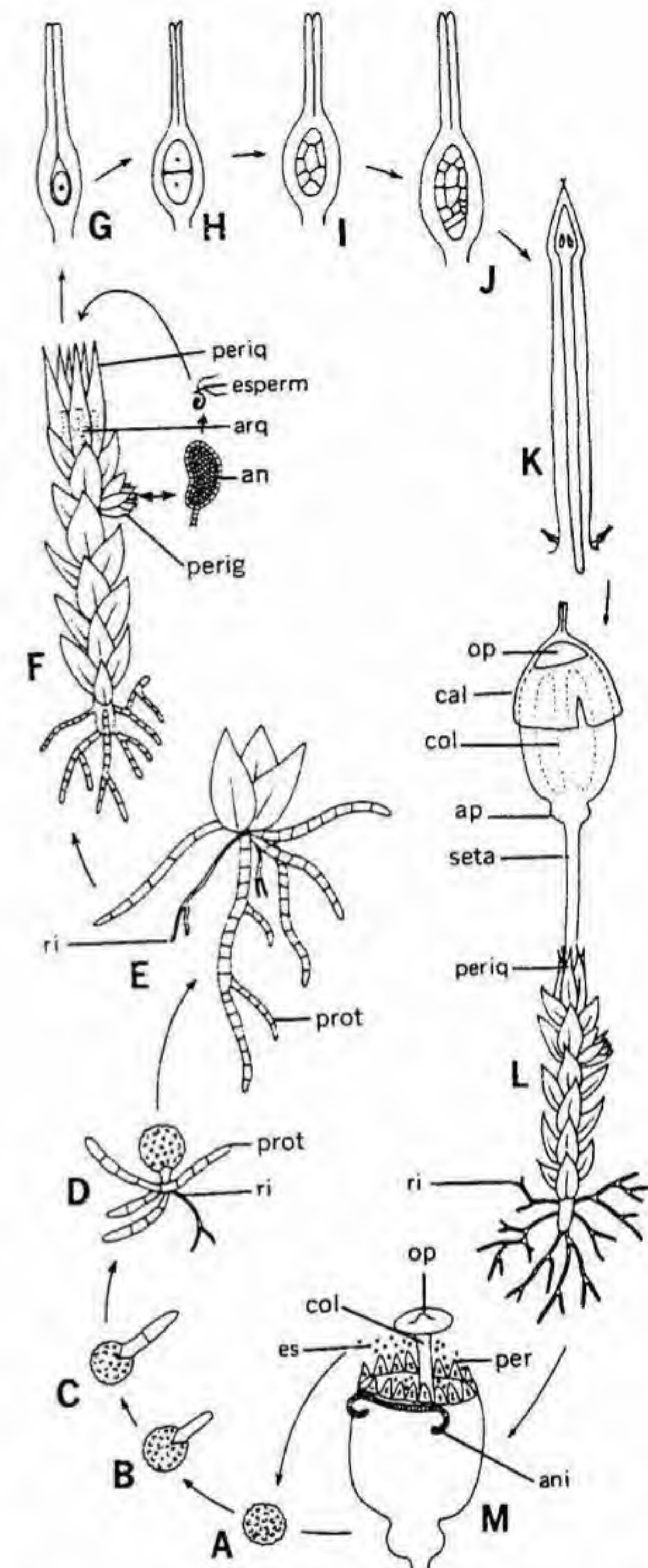


FIGURA 16-3 Ciclo vital de un musgo típico: A-E, germinación de la espora y desarrollo del gametófito; F, gametófito maduro mostrando anteridios, arquegonios y fecundación; G-K, desarrollo del cigoto y diferenciación del esporófito; L, gametófito sobre el que se encuentra un esporófito maduro; M, detalle de un esporangio, durante la liberación de las esporas. *ani*, anillo; *an*, anteridio; *ap*, apófisis; *arq*, arquegonio; *cal*, caliptra; *col*, columela; *op*, opérculo; *per*, diente del peristoma; *periq*, periquecio; *prot*, protonema; *ri*, rizoide; *seta*, seta; *es*, espora; *sperm*, espermatozoide.

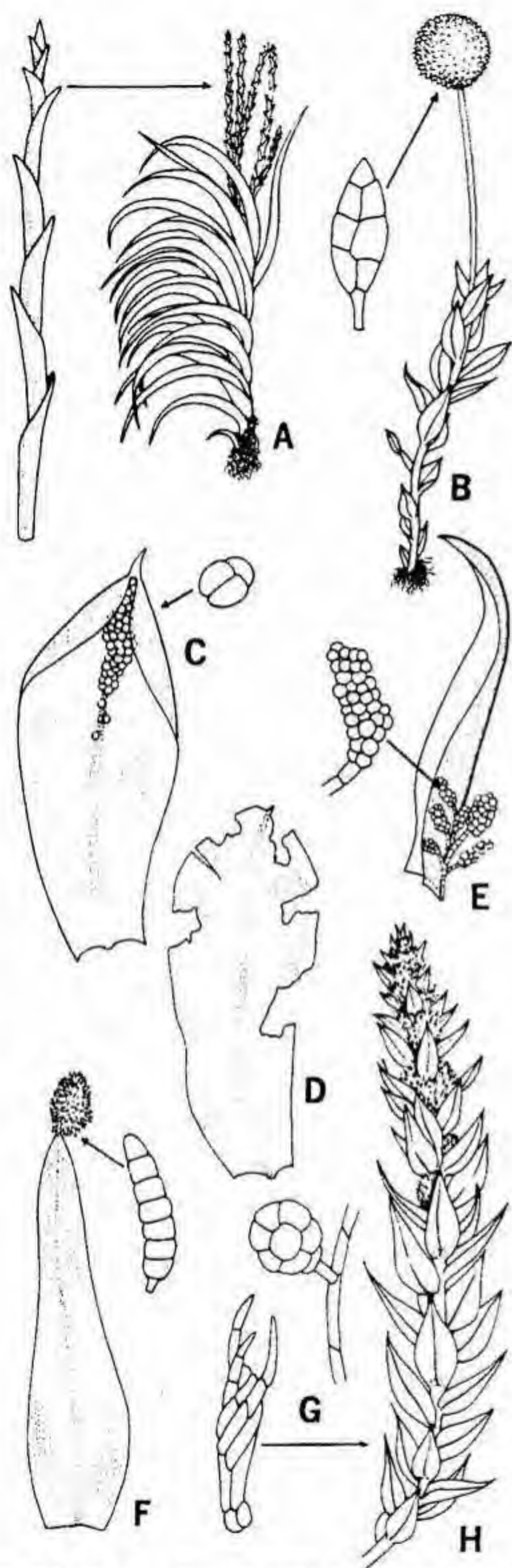


FIGURA 16-4 Reproducción asexual en los musgos: A, *Dicranum flagellare*, con brotes flagelíferos caducos, x 2; B, *Aulacomnium androgynum*, con un brote propagulífero, x 3; C, *Tortula papillosa*, hoja con propágulos sobre el nervio, x 5; D, *Tortula fragilifolia*, mostrando los desgarrones que quedan al desprenderse fragmentos de la hoja que sirven para la propagación, x 5; E, *Grimmia*

desarrollo del gametófito folioso o taloso. El gametófito posee los anteridios y los arquegonios. Los espermatozoides, expulsados de los anteridios maduros, nadan al principio al azar en el agua en la que están inmersos los anteridios. Pero cuando un espermatozoide penetra en el fluido de las células del cuello que difunde a partir del arquegonio, se mueve hacia la zona de mayor concentración de esta sustancia y, en consecuencia, circula hacia el interior del cuello del arquegonio hasta llegar al óvulo. La fusión del espermatozoide y el óvulo (singamia) origina el cigoto, la primera célula de la generación esporofítica, diploide ($2n$). En la mayoría de los briófitos el esporófito se diferencia en una seta (o pedúnculo), que sostiene la cápsula (receptáculo esporífero) sobre el gametófito. En algunos briófitos esta seta es corta o falta. Sin embargo, en todos los briófitos el esporófito produce por una parte células estériles y por otra células madres de las esporas. Los detalles de la diferenciación tienen importancia para distinguir las clases y subclases más importantes. Las células madres de las esporas experimentan la meiosis, y cada una de ellas produce una tétrade de meiósporas que son liberadas a partir de la cápsula madura. La pared esporal presenta con frecuencia ornamentaciones o fositas según un dibujo característico de cada especie. En algunos briófitos la espora origina una masa pluricelular mientras se encuentra en el interior de la cápsula; en estos casos no llega a producirse protonema. Las más veces las esporas son transportadas por el viento y, si caen en un medio adecuado, germinan para producir gametófitos.

Muchos briófitos pueden reproducirse también de forma vegetativa. Cualquier célula joven del gametófito o del esporófito de la mayoría de los briófitos es capaz de regenerar un gametófito completo. En algunos briófitos, prácticamente cualquier parte del gametófito —en especial ramas, parafisis, rizoides, hojitas y tallitos— puede producir cuerpos reproductores asexuales especiales del tipo de los propágulos (fig. 16-4, 5). La estructura y la posición de estos cuerpos reproductores es constante para cada especie dada. Cada propágulo se diferencia en un nuevo gametófito, o en un protonema filamentososo a partir del cual acaba originándose el gametófito.

torquata, con racimos de propágulos implantados en la base del nervio, x 4; F, *Ulotrichum phyllanthum*, con propágulos formados en el ápice del nervio, x 5; G, propágulos rizoidales de *Bryum violaceum*, x 25; H, grupos de propágulos en *Pohlia campotrichella*, x 4.

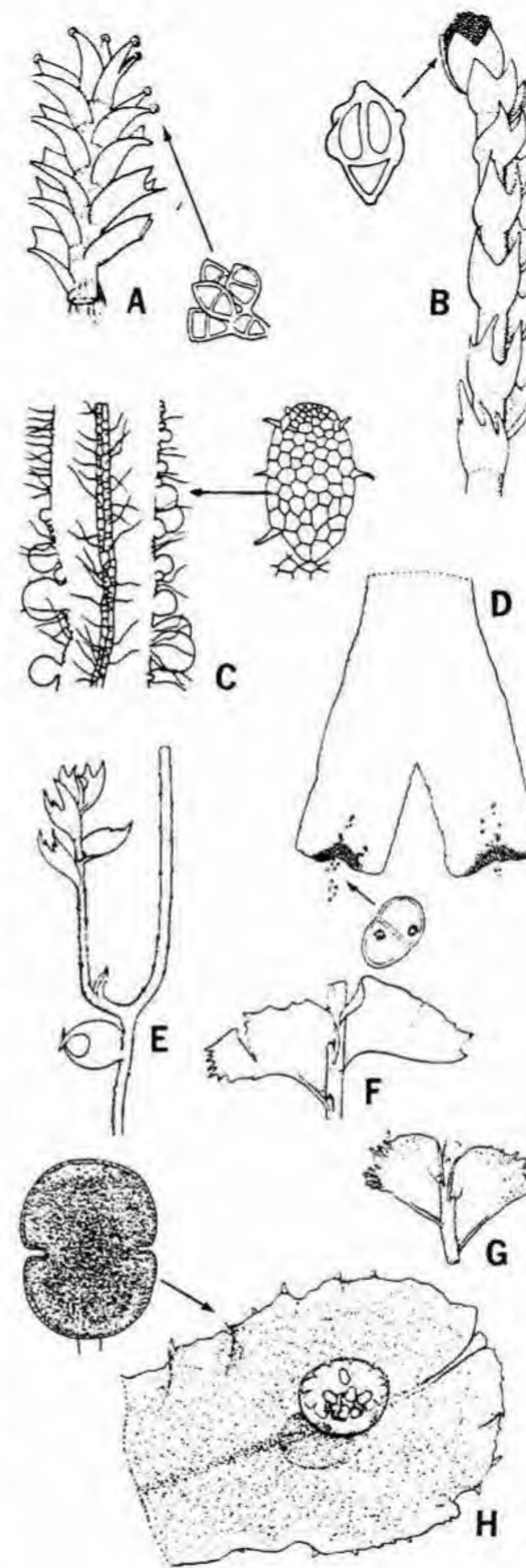


FIGURA 16-5 Reproducción asexual en las hepáticas: A, *Lophozia ascendens*, con propágulos sobre los lóbulos de las hojitas apicales, x 15; B, *Sphenolobus minus*

NUTRICION Y DISTRIBUCION

Poco es lo que se sabe acerca de la nutrición de los briófitos, pero sacan la mayor parte de las sustancias nutritivas básicas que necesitan de las sustancias procedentes de la atmósfera disueltas en el agua. Algunas sustancias deben ser absorbidas directamente a partir del sustrato por difusión a través de las células del gametófito. Puesto que la mayoría de los briófitos poseen clorofila, ellos mismos sintetizan sus propios alimentos por fotosíntesis. Sólo una especie, la hepática *Cryptothallus mirabilis*, carece de clorofila; desde el punto de vista nutricional depende de hongos asociados con ella. Como ocurre en otras plantas terrestres, los briófitos almacenan alimentos en forma de glúcidos, lípidos y proteínas. En un cierto número de hepáticas, pueden observarse claramente en las células de las hojas o de otras partes del talo complicados cuerpos oleíferos (fig. 16-8).

Si bien es en los trópicos donde los briófitos alcanzan su máxima diversidad, se encuentran en cualquier parte del mundo. En los climas fríos, los musgos son más comunes que las hepáticas, y en la zona templada del Norte, la vegetación de los hábitats húmedos está ampliamente integrada por musgos. En los bosques de coníferas de la zona templada, el desarrollo de tapices de musgos es con frecuencia muy importante. En América del Norte, la flora y la vegetación briofítica más ricas se encuentran en las partes húmedas de la costa del Pacífico y en las zonas de elevada pluviosidad de la parte sur de los Montes Apalaches; en estas regiones es frecuente encontrar gruesas masas de briófitos recubriendo el suelo del bosque y los acantilados, así como briófitos epifíticos formando grandes manchas verdes sobre los árboles.

tus, con una masa propagulífera situada en el ápice de una ramita, x 45; C, *Metzgeria* sp., con propágulos marginales sobre el talo, x 15; D, fragmento de una porción propagulífera del talo de *Riccardia palmata*, con propágulos producidos en posición terminal, x 15; E, *Plagiochila tridenticulata*, brote con un tallito desnudo, del cual se han desprendido hojas caducas que sirven para la propagación, x 14; F, *Plagiochila yokogurensis fragilifolia*, segmento de un brote con hojas parcialmente caducas que pueden originar nuevos gametófitos, x 9; G, *Plagiochila virginica*, segmento de una ramita con hojitas formadoras de propágulos, x 6; H, talo de *Marchantia polymorpha*, con un receptáculo que contiene propágulos, x 2. (A-G, según Schuster, con permiso de American Midland Naturalist.)

Como todas las plantas terrestres, los briófitos varían según los climas y los sustratos en los que pueden vivir. Algunos briófitos crecen solamente sobre un tipo particular de madera en una cierta fase de descomposición; otros se presentan sobre turberas ácidas o en pantanos alcalinos. Algunas especies crecen ya sobre cantiles de rocas ácidas, ya sobre la corteza lisa, dura y ácida de árboles vivos.

Muchos briófitos se comportan como pioneros importantes que colonizan los sustratos recientemente expuestos. Muchos musgos y hepáticas foliosas colonizan las superficies desnudas de la roca. Al acumular así materia orgánica producen un sustrato que retiene agua y sales minerales y sobre el cual pueden vivir ya plantas vasculares que acaban por recubrir enteramente el punto en cuestión. En el medio acuático, los briófitos constituyen también importantes colonizadores iniciales —por ejemplo, un musgo, *Sphagnum*, en los lagos ácidos y diversas especies de dos géneros de musgos, *Drepanocladus* y *Calliergon*, en las aguas alcalinas.

Algunos briófitos pueden crecer en condiciones muy sombrías, pero otros prosperan expuestos a la luz directa del sol. La mayoría de las hepáticas crecen en zonas bastante intensamente sombreadas; las que crecen expuestas a luz más intensa están con frecuencia fuertemente pigmentadas. Aunque este pigmento se localiza en las paredes celulares, enmascara la clorofila dando a los gametófitos una coloración rojiza oscura, parda o casi negra.

Muchos briófitos con una morfología suficientemente plástica presentan diferentes tipos de crecimiento según los distintos medios en que viven. Así, las formas de crecimiento de los briófitos pueden emplearse, hasta cierto punto, para determinar la naturaleza del microclima. Por ejemplo, las pequeñas almohadillas son especialmente frecuentes en los medios en donde el agua llega a ser limitante; los musgos de aspecto afieltrado, que están constituidos por gametófitos entretreídos, íntimamente aplicados al sustrato, tienden a ser más frecuentes en las estaciones más húmedas y sombreadas. Estas dos formas de crecimiento son relativamente frecuentes, pero otras especies forman dos tipos de céspedes: céspedes ralos formando una masa aterciopelada constituida por gametófitos apretadamente dispuestos en forma erecta, o céspedes altos constituidos por una alfombra laxa y gruesa formada

por gametófitos también erectos. Entre las especies que forman alfombras se encuentran las que están constituidas por plantas relativamente grandes y muy ramificadas. En estas alfombras los gametófitos postrados se entrecruzan para formar una alfombra laxa y elástica. Estas esteras abundan en los bosques costeros húmedos de algunos puntos de América del Norte.

En algunas especies de hepáticas foliosas, como en las de *Scapania*, la morfología del gametófito se ve alterada cuando crecen en condiciones ecológicas extremas y se parecen de forma superficial a otras especies que se encuentran normalmente en estos medios. La morfología de los esporófitos, siempre más estable, pone de manifiesto la verdadera identidad de la planta.

CLASE HEPATICAS

La mayor parte de las hepáticas presentan un gametófito aplanado dorsiventralmente, que es un talo laciniado o ramificado, o bien foliáceo. En este último caso las hojitas mayores están dispuestas bilateralmente sobre el tallito; y una fila de hojitas más pequeñas, o anfigastros, se encuentra colocada ventralmente sobre el tallito (fig. 16-7 E, F). En algunos géneros, los anfigastros faltan; en otros, no pueden distinguirse de las hojitas laterales.

Puesto que las hojitas carecen siempre de nervio central verdadero o costa, son en general monoestratificadas en su totalidad. Las hojitas están frecuentemente emarginadas o lobuladas de formas distintas. Las células son en general isodiamétricas. En algunos géneros, los ángulos de la pared celular están engrosados, reduciendo así el volumen del protoplasto celular. Estos espesamientos angulares, que se encuentran especialmente en las hepáticas, se denominan trígonos (fig. 16-8 E).

En general el gametófito se desarrolla directamente a partir de la espóra, sin ningún protoneuma preliminar. De este modo se diferencia pronto una célula apical, que se divide según varios planos y produce un gametófito reconocible, taloso o foliáceo. Cuando están presentes, los rizoides son unicelulares y carecen de clorofila.

El esporófito puede presentar poca clorofila, y tiene un período de madurez muy corto (generalmente de sólo unos pocos días de duración). El arquegonio queda incluido en el esporófito en desarrollo, hasta que las esporas maduran y que la cápsula está totalmente desarrollada. Sin

embargo, cuando la seta se alarga, la cápsula es empujada fuera del ápice del arquegonio, que se ha desarrollado para producir un manguito o vaginula. La seta puede ser incolora, mientras que la cápsula madura es normalmente de color pardoscurio.

Las células de la pared de la cápsula poseen con frecuencia engrosamientos transversales y no existen estomas. Durante la diferenciación de la cápsula, las células externas (anfitecio) producen la cubierta de la cápsula. Las células internas (endotecio) continúan diferenciándose hasta dar las células madres de las esporas junto con células estériles. Estas células estériles, denominadas eláteres, suelen presentar engrosamientos espirales y son higroscópicas, es decir, se arrollan y desarrollan según las condiciones de humedad. Con frecuencia estas células estériles ayudan a descargar las esporas fuera de la cápsula. En algunas hepáticas —por ejemplo *Frullania*— la contracción de los eláteres inmediatamente antes de la dehiscencia de la cápsula es responsable de la descarga explosiva de las esporas. En todas las hepáticas, las esporas se descargan tan pronto como la pared de la cápsula se rompe, aunque algunas pueden ser expulsadas más tarde por el movimiento higroscópico de los eláteres. La cubierta de la cápsula puede abrirse a lo largo de cuatro fisuras longitudinales que se forman siguiendo líneas más débiles previamente diferenciadas.

Todas las hepáticas presentan crecimiento apical. Muchas formas talosas se ramifican dicotómicamente. En las formas foliosas, y en muchas formas talosas, la ramificación aparece de forma superficial e irregular, aunque las ramas están en general dispuestas bilateralmente sobre el tallito principal. El crecimiento se mantiene durante la estación favorable, que normalmente coincide con el máximo anual de humedad y con temperaturas bien por encima de los 0 grados. Durante las últimas fases de este crecimiento los esporófitos maduran y expulsan sus esporas.

En su mayoría, las hepáticas son relativamente pequeñas. Algunas formas talosas, como *Conocephalum conicum*, producen en ocasiones un talo de 30 cm de longitud. Algunas especies foliosas, péndulas y epifíticas pueden alcanzar longitudes parecidas. El crecimiento es lento en la mayoría de las hepáticas, aunque en condiciones favorables el gametófito llega a crecer hasta 30 cm en un año. La muerte y la desintegración de la parte crecida en el año anterior significa en general que sólo los fragmentos de la planta de formación más reciente persisten de un año a

otro. Mediante este tipo de crecimiento y descomposición, las hepáticas acumulan una capa de material orgánico. El crecimiento continuo de los ápices de cada una de las ramas fragmenta la planta única inicial, lo cual equivale a un tipo de reproducción vegetativa.

Las hepáticas pueden separarse convenientemente en seis órdenes bien diferenciados. Entre ellos el que se considera más primitivo es el de las calobriales y el más evolucionado el de las marcanciales.

ORDEN CALOBRIALES. Este orden comprende dos familias (fig. 16-6). La más primitiva, la de las takakiáceas, comprende un solo género, *Takakia*, con dos especies. La familia haplomitriáceas comprende dos géneros, *Haplomitrium* y *Calobryum*. *Takakia* se encuentra sólo localmente en regiones alpinas del Japón, norte de Borneo, India y en las islas Queen Charlotte, de Columbia Británica, en Canadá. El género *Calobryum* es predominantemente tropical y está especialmente bien representado en Australia, Malasia y Sudamérica, en donde se encuentra muy localizado. *Haplomitrium* comprende una especie rara de la región templada septentrional y una especie de Australia.

En todas las calobriales el gametófito está constituido por ramitas foliosas erectas y fotosintetizadoras que parten de vástagos rizomatosos pálidos, desprovistos de rizoides. Al principio, las hojitas están dispuestas en espiral sobre tres filas, pero esta disposición se altera con frecuencia a medida que el tallito crece. Cerca de las axilas de las hojas y con frecuencia alrededor de los órganos sexuales, se encuentran pelos mucilaginosos de función desconocida. En *Takakia* los tallitos pálidos presentan células mucilaginosas curvadas de modo característico. El exudado de dichas células está con frecuencia colonizado por hongos, que pueden en algún modo beneficiar a la hepática. Estas células peculiares faltan en las haplomitriáceas.

Las haplomitriáceas tienen hojitas aplanadas y estratificadas cuyo tamaño varía desde el casi redondeado al elíptico. Los márgenes suelen ser irregulares pero las hojitas nunca son lobuladas. En *Takakia* las hojitas son simples ramitas de crecimiento definido que forman conos alargados de células, rematados por una única célula (fig. 16-6 D, E). Estas hojitas se desprenden pronto (son caducas) y constituyen un sistema eficaz de reproducción vegetativa. En las haplomitriáceas las hojas superiores tienen con frecuencia más de

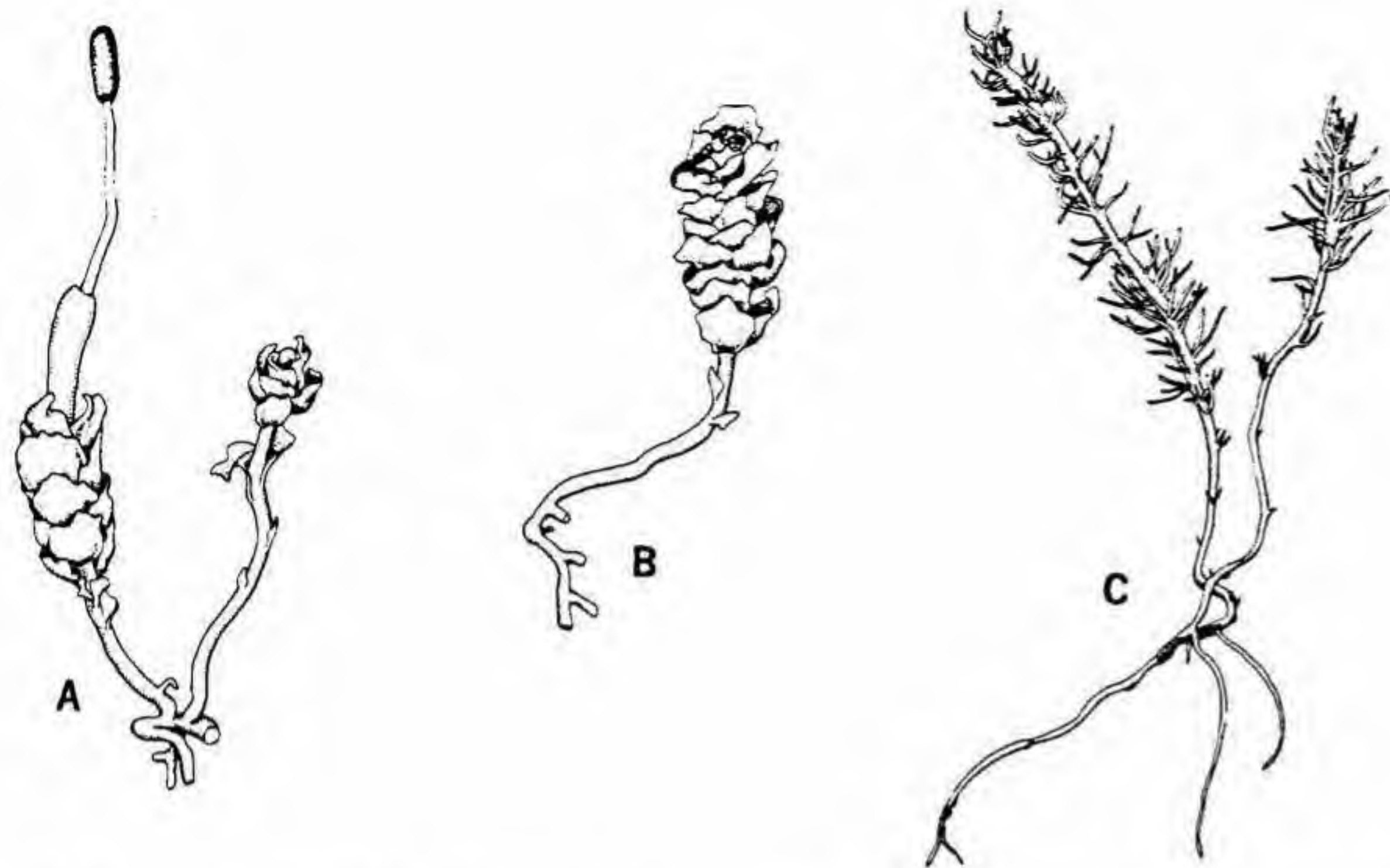


FIGURA 16-6 Morfología de las calobriales. A; B, *haplomitrium hookeri*. A, aspecto general de los esporófitos con caliptras alargadas en la base de las setas respectivas, X 4; B, aspecto general del gametófito mostrando un grupo de anteridios en posición terminal, X 4; C, *Takakia lepidozioides*, X 4.

1 mm de longitud; en *Takakia* las hojitas superiores tienen más de 0,5 mm. En todas las calobriales las hojitas inferiores que se forman al principio son más pequeñas que las que se encuentran cerca del ápice del tallito. En algunas haplomitriáceas llega a encontrarse un esbozo de anfigastros y de hojitas laterales. Las células de las hojitas tienen la pared delgada y, una vez maduras poseen un gran número de cloroplastos. También se encuentran numerosos cuerpos oleíferos esféricos.

El gametófito de las calobriales es siempre pequeño. El mayor, *Calobryum blumei*, puede alcanzar 3,5 cm de altura; el más pequeño, *Takakia lepidozioides*, tiene con frecuencia menos de 1 cm de altura. Tiende a crecer formando colonias relativamente densas. Por ejemplo, en *Takakia lepidozioides*, los gametófitos forman una especie de césped ralo de color verde brillante.

Cualquier fragmento separado del gametófito resulta capaz de producir un gametófito completo, aunque no se encuentran estructuras asexuales especializadas.

Los arquegonios son apicales, y en general se

encuentran en un receptáculo cupuliforme rodeado de hojitas mayores (fig. 16-6 A). En algunos casos se encuentran arquegonios laterales ocasionales como en *Takakia*. Los arquegonios son parecidos a los de otros briófitos. Los anteridios son terminales en *Calobryum*; son de esféricos a ovoides y cada uno está sostenido por un corto pedúnculo pluricelular (fig. 16-6 B). Los anteridios se desconocen en *Takakia*, pero en *Haplomitrium* pueden ser laterales o encontrarse en las axilas de las hojas superiores. Los representantes de las calobriales son unisexuales o bisexuales.

En *Takakia* se desconoce la generación esporofítica. En *Calobryum*, a medida que se desarrolla el embrión se desarrolla también el tejido del gametófito que sale fuera del arquegonio, formando un manguito cilíndrico protector, el periginio. Dentro del periginio se desarrolla el vientre del arquegonio, que originará la caliptra. Dicha caliptra queda en la base de la seta, incolora, a medida que ésta se va alargando y va alzando la cápsula cilíndrica a través del periginio por encima del gametófito. *Haplomitrium* carece de periginio, pero la caliptra es muy grande. De

ordinario la cápsula madura se abre en cuatro valvas que en general quedan unidas por su ápice y las esporas pasan a través de las hendiduras (fig. 16-6 A). Entre las esporas se encuentran eláteres característicos.

La sencilla estructura del gametófito subraya la naturaleza primitiva de este orden. En *Takakia* el gametófito presenta poca diferenciación; por su estructura, las hojitas son poco distintas del tallito. La disposición radial de los apéndices es un tipo de organización más generalizado que la disposición bilateral en las jungermanniales. En la mayoría de las calobriales el número de los órganos sexuales es elevado; esta característica, junto con la ausencia de rizoides, se considera como primitiva. Pero en *Takakia*, las curiosas células mucilagíniferas situadas sobre los tallitos son estructuras bastante especializadas, y el número de arquegonios es bajo.

ORDEN JUNGERMANNIALES. El orden jungermanniales (musgos escamosos) contiene más de dos tercios de la totalidad de las hepáticas; 180 géneros y 8000 especies pertenecen a más de 20 familias. Se extienden desde el Ártico hasta los trópicos, alcanzando su máxima variedad en esta última zona. Aparecen predominantemente sobre medios húmedos, sobre el suelo, turba, troncos o rocas; algunas especies crecen en el agua, y algunas son epifíticas.

En general el gametófito está aplanado dorsal-ventralmente, con dos filas laterales de hojitas; sobre la superficie ventral del tallito, que normalmente es postrado, suele encontrarse una fila de hojitas ventrales denominadas anfigastros. Cuando existen, los anfigastros suelen presentar un contorno más sencillo que las hojitas laterales. La distribución de las hojitas es transversa, íncuba o, en la mayoría de los casos súbica (fig. 16-7). Las hojitas son enteras o diversamente lobuladas; el margen puede ser dentado, entero o presentar largos cilios pluricelulares. Las hojitas son normalmente uniestratificadas y, en la mayoría de los géneros, las células son isodiamétricas y tienen la misma forma en toda la extensión de la hojita. Las paredes de las células pueden ser delgadas o gruesas. En muchos géneros se encuentran trígonos. En algunos géneros las células de las hojitas contienen cuerpos oleíferos de forma característica que tienen utilidad para la determinación de las especies (fig. 16-8). Estos cuerpos oleíferos, normalmente incoloros, tienen algunas veces un color azul intenso (como en *Calypogeia trichomanis*) o pardusco. Desaparecen poco tiem-

po después de la muerte de la célula de la hojita. Los rizoides que se encuentran en la mayoría de las jungermanniales tienen las paredes delgadas y se originan a partir de las células corticales del tallito. En las jungermanniales más primitivas, los rizoides son escasos o faltan; en géneros menos primitivos los rizoides están distribuidos sobre la superficie ventral del tallito; y en los géneros más avanzados se encuentran reunidos en puntos particulares del tallito o de las hojitas.

La estructura del tallito es muy sencilla. Las células que constituyen el córtex contienen en general clorofila y poseen cuerpos oleíferos. Con frecuencia estas células tienen una pared exterior más o menos engrosada. Las células internas, que constituyen la medula, carecen en general de cloroplastos, pero en ellas pueden encontrarse cuerpos oleíferos.

La ramificación es bastante variable, nunca verdaderamente deotómica, y con frecuencia irregular o pinnada, con las ramas partiendo del eje único del tallito principal, y, en general, en el mismo plano de las hojitas laterales. La ramificación puede ser posica, en la cual las ramificaciones se originan a partir del plano de los anfigastros; o endógena, en donde una ramificación parte de las células internas del tallito y se abre paso a través de las células maduras de éste.

En general los anteridios son esféricos u ovoides y están sostenidos por un pedúnculo pluricelular, aisladamente o en grupo, y rodeados por hojitas laterales que se diferencian de las demás del gametófito. Estas hojitas son las hojitas perigónicas y junto con los anteridios que se encuentran en su centro, constituyen lo que se denomina el periginio (fig. 16-7 F). En algunos géneros, se encuentran ramitas especializadas constituidas exclusivamente por perigonios.

Los arquegonios se encuentran siempre en el ápice del tallito principal, cuya célula apical interviene directamente en la producción del arquegonio. Se dice entonces que las jungermanniales son acróginas. Los arquegonios están con frecuencia rodeados por un manguito especializado, el perianto (fig. 16-7 A, F, I), que se desarrolla durante el proceso de diferenciación de los arquegonios. En los géneros primitivos dicho perianto falta (fig. 16-7 H); en los géneros avanzados se forma a partir de hojitas mayores, y en los géneros superiormente evolucionados tiene forma de botella y está producido por la soldadura de las hojitas superiores. En los géneros primitivos la cantidad de arquegonios es grande; en géneros más avanzados el número se va reduciendo

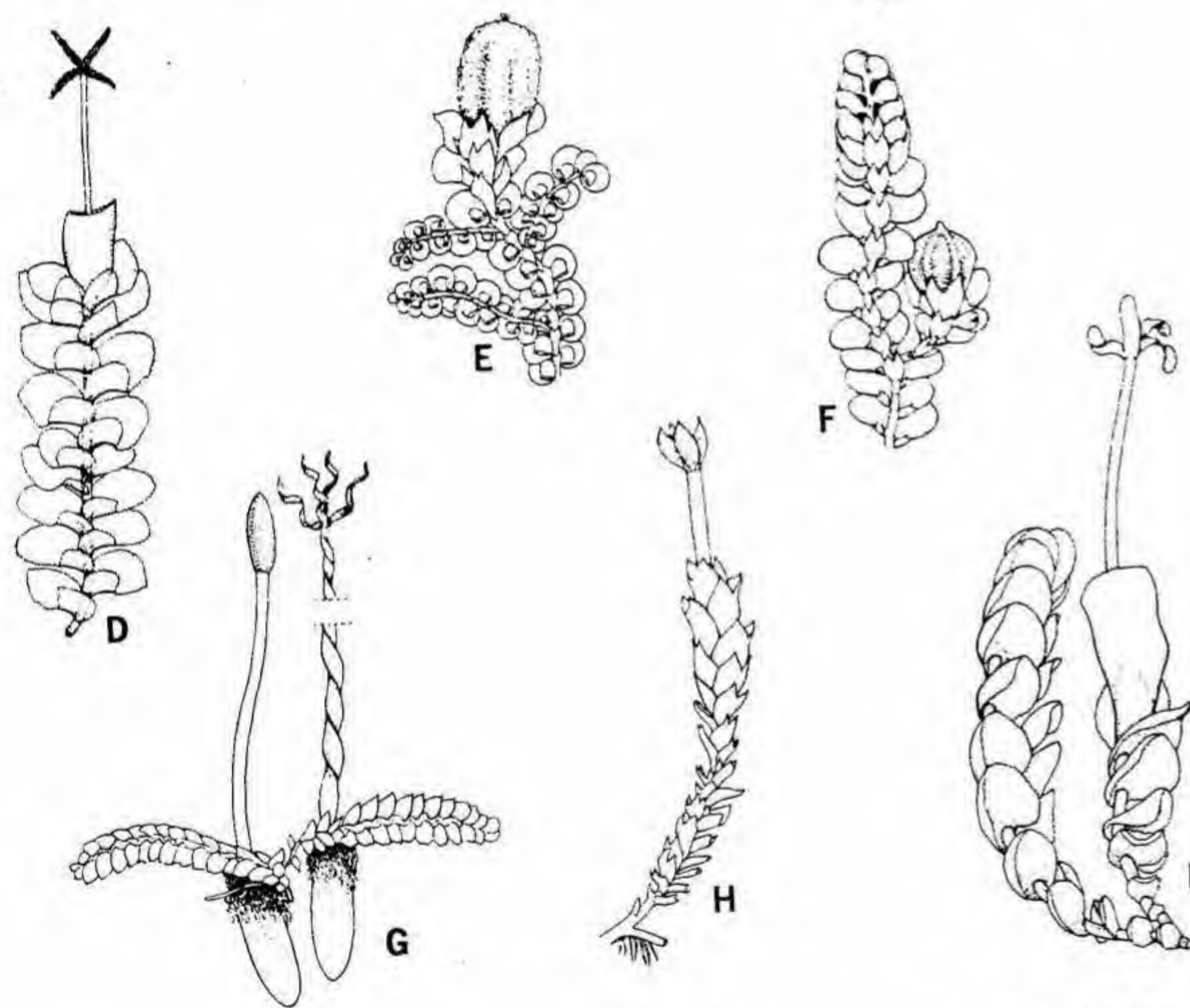


FIGURA 16-7 Morfología de las jungermanniales, mostrando diversos esporófitos y gametófitos: A, ramita de *Lepidozia reptans* con esporangios maduros, x 5; B, *Blepharostoma trichophyllum*, ramita con esporófito, x 12; C, ramita de *Scapania nemorosa* con un esporangio abierto, x 5; E, ramita de *Plectocolea hyalina* con esporófito, x 8; D, ramita de *Scapania nemorosa* con un esporangio abierto, x 5; F, *Frullania dilatata* con perianto (obsérvense también los lóbulos en forma de casco y los anfigastros emarginados), x 9; G, *Lejeunea flava*, mostrando una rama terminal con perigonio y otra lateral (obsérvense también los anfigastros emarginados y los lóbulos de las hojitas laterales), x 15; H, *Marsupella sprucei*, ramita con perigonio carnoso y esporófitos emergentes, x 4; I, *Plagiochila anfigastros* con perianto aplanado y esporófito emergente, x 4. (A, C-E, G, según Müller, con permiso de la Akademische Verlagsgesellschaft, Geest and Portig K.-G., Leipzig; H, según Schiffner en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 1, pt. 3, pág. 77, fig. 41 A, 1909; F, I, según Schuster, con permiso de *Journal of Elisha Mitchell Scientific Society* y del *American Midland Naturalist*.)

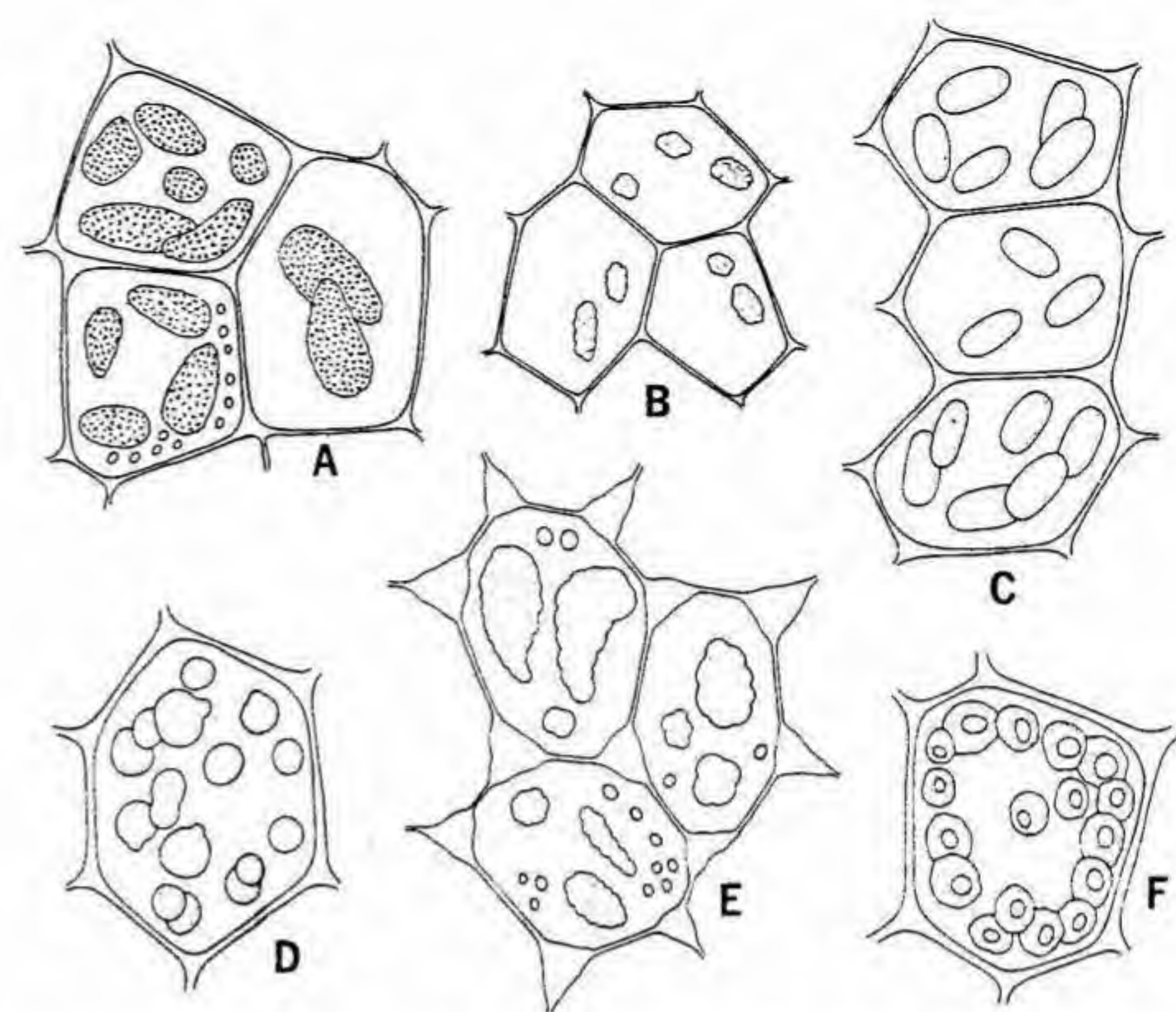


FIGURA 16-8 Cuerpos oleíferos de las hepáticas: A, *Solenostoma crenuliformis*, células de una hoja ligeramente inmadura de la parte apical de la planta, x 600; B, *Calypogeia meylanii*, células de la parte media de la hojita, x 275; C, *Solenostoma sphaerocarpa*, células próximas al borde lateral de la hoja, x 440; D, *Lophozia grandiretis*, célula de la parte central de la hojita, x 515; E, *Cryptocolea imbricata*, células de la parte media con trigonos, x 35; F, célula de la parte media de *Lophozia silvicola* x 850. (Según Schuster, con permiso de *American Midland Naturalist*.)

fuertemente. Con frecuencia existen hojas más grandes especializadas que rodean el perianto. En el perianto de algunos géneros se desarrolla a veces un **perigonio** en forma de manguito a expensas del crecimiento del tejido caulinar, en vez de derivar de hojitas especializadas, como en el caso del perianto; de este modo, en las especies de este tipo, un esporófito en fase de desarrollo puede quedar rodeado por la caliptra (formada a partir del arquegonio), por el perigonio (dependiente del tejido caulinar), por el perianto (constituido por tejido foliar especializado) y por las **hojitas periqueciales** (hojitas más desarrolladas que nacen de la zona que queda bajo el perianto).

Los gametófitos son unisexuales o bisexuales. La posición de los anteridios en relación con los arquegonios es con frecuencia útil para reconocer las especies.

La reproducción asexual se produce con frecuencia. A partir de las hojitas o del tallito suelen

producirse por gemación masas de células indiferenciadas que se separan con facilidad; son los propágulos y pueden producir nuevos gametófitos (fig. 16-5 A, B). En algunos géneros las hojitas, especialmente frágiles, se rompen en fragmentos, en otros la totalidad de la hojita se separa de la planta y puede producir nuevos gametófitos (fig. 16-5 E). En otros géneros, es frecuente que las células foliares produzcan pequeños gametófitos foliosos mientras la hoja continúa unida a la planta; estas pequeñas plantas acaban desprendiéndose y creciendo independientemente (fig. 16-5 G). En algunos casos el perianto caduco origina un nuevo gametófito, como en *Gymnocolea*.

El esporófito maduro posee normalmente una larga seta incolora que sostiene la cápsula muy por encima del perianto (si lo hay) y de la caliptra. La cápsula es esférica o cilíndrica, según el género (fig. 16-7 A-C, G). Durante las primeras fases del desarrollo de la cápsula, la organización

externas (el anfitecio) rodeando una sola capa de células internas (el endotecio). El anfitecio se diferencia en de dos a ocho capas (según la especie) para formar la cubierta estéril de la cápsula. Las células externas y, en general, también las internas de esta cubierta poseen espesamientos que confieren a la pared un color pardoscuro. La cubierta de la cápsula se abre en general en cuatro suturas longitudinales, separándose en cuatro valvas, que a su vez liberan las esporas. El endotecio se diferencia para formar células estériles y células del arqueosporio. Cuando las células estériles pierden su clorofila, las paredes desarrollan en general espesamientos espirales pardos; estas células se convierten en eláteres higroscópicos. Este tipo de eláteres unicelulares suelen ser cilíndricos en ambos extremos, de longitud variable y de número de espesamientos espirales también variable. Tienen por término medio 8 micras de grosor y unas 100 micras de longitud, pero pueden llegar a alcanzar 420 micras de longitud; en algunas especies los eláteres son tan anchos como las esporas. En general los eláteres son muy numerosos y se encuentran mezclados entre las esporas.

La descarga de las esporas suele quedar facilitada por las características y la posición de los eláteres (fig. 16-9 A, B, D). En muchos casos dichos eláteres se contraen en longitud al secarse, al arrollar apretadamente las espirales de las paredes engrosadas. Cuando la tensión desarrollada es demasiado grande, la columna de agua sometida a presión en el interior se rompe y el eláter se desenrolla bruscamente, lanzando hacia fuera las esporas próximas, que saltan al aire.

Cada una de las células madres de las esporas presenta cuatro lóbulos y sufre la meiosis, produciendo una tétrade de esporas esféricas. Las esporas son siempre unicelulares aunque algunas, como las de *Porella*, se desarrollan precozmente antes de ser expulsadas fuera de la cápsula. Las paredes están con frecuencia diversamente organizadas, pero estas características no pueden tener gran importancia taxonómica. Las esporas contienen cloroplastos y reservas alimenticias en forma de grasas y de almidón. Su diámetro varía de 6 a 90 micras.

Unos pocos géneros tropicales de jungermanniales presentan un protonema taloso, lo que indica la íntima relación de este orden con el de las metzgeriales. Este último grupo se incluye con frecuencia dentro de las jungermanniales con el nombre de jungermanniales anacróginas, y en este caso el orden que nos ocupa se denomina jungermanniales acróginas.

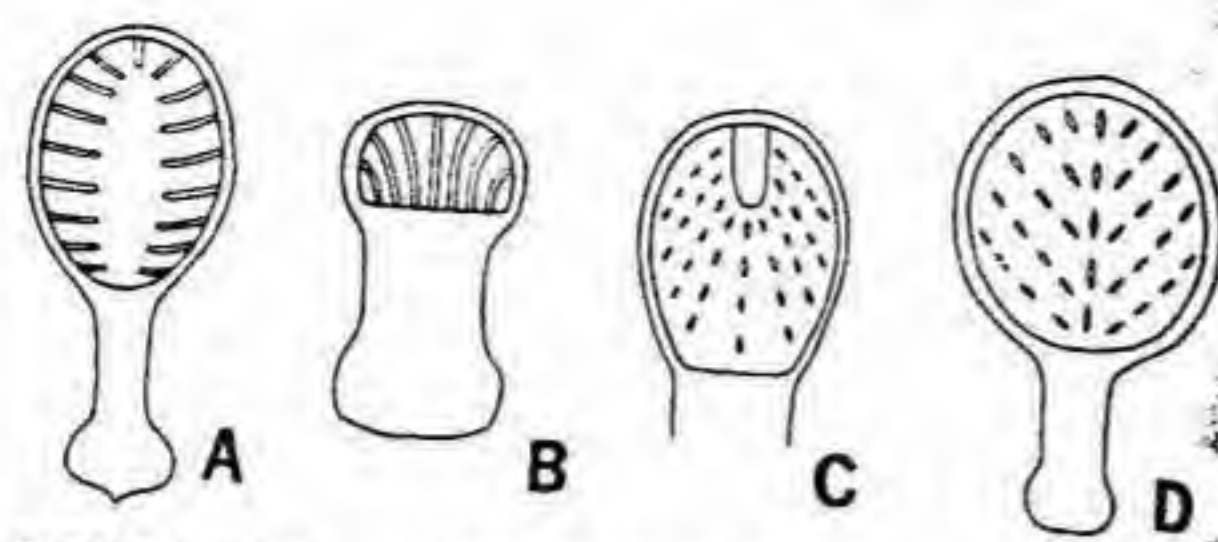


FIGURA 16-9 Localización de los eláteres en los esporangios de las hepáticas: A, *Cephalozia bicuspidata*; B, *Frullania*; C, *Riccardia*; D, jungermanniáceas. (Según Goebel con permiso de G. Fischer.)

ORDEN METZGERIALES. El orden metzgeriales comprende 20 géneros y aproximadamente unas 550 especies distribuidas en diez familias. Las metzgeriales se encuentran en todo el mundo pero son especialmente abundantes en las regiones tropicales húmedas. Crecen especialmente en hábitats húmedos y sombríos, pero se encuentran también en puntos más expuestos.

En general, el gametófito es taloso y de monoestratificado (fig. 16-10, 11). Principalmente en los gametófitos uniestratificados se encuentra un nervio multiestratificado bien diferenciado; la estructura de este nervio es parecida al tallito de las jungermanniales. En las formas pluriestratificadas, la parte central del talo es más gruesa que la marginal. El talo se ramifica con frecuencia dicotómicamente en un solo plano. El tejido del talo es casi uniforme, aunque las células superiores tienen en general más cloroplastos que las inferiores. En algunas metzgeriales como en *Petalophyllum ralfsii*, existe una zona que contiene hifas fúngicas. En otras metzgeriales, como en *Blasia pusilla*, existen colonias endofíticas de un cianófito, *Nostoc* (fig. 16-11 G). En *Cryptothallus mirabilis* no hay clorofila y la nutrición de la hepática depende de los hongos que se encuentran en ella. Como en las jungermanniales, los rizoides son sencillos y unicelulares; parten de células epidérmicas de la superficie inferior del talo. En las metzgeriales foliosas, los tallitos de los gametófitos tienen hojitas laterales como en las jungermanniales, pero carecen de los anfigastros característicos de este último orden (fig. 16-10). En general las hojitas laterales son sencillas pero en algunos casos —como en *Treubia*— existe un pequeño lóbulo. Las células de los gametófitos nunca presentan trígonos.

En algunos casos, los gametófitos talosos presentan pelos marginales o bien la totalidad del talo puede ser pilosa como en *Metzgeria pubescens* (fig. 16-11 F). En general el margen del talo es plano y entero, pero en algunos casos es un poco dentado;

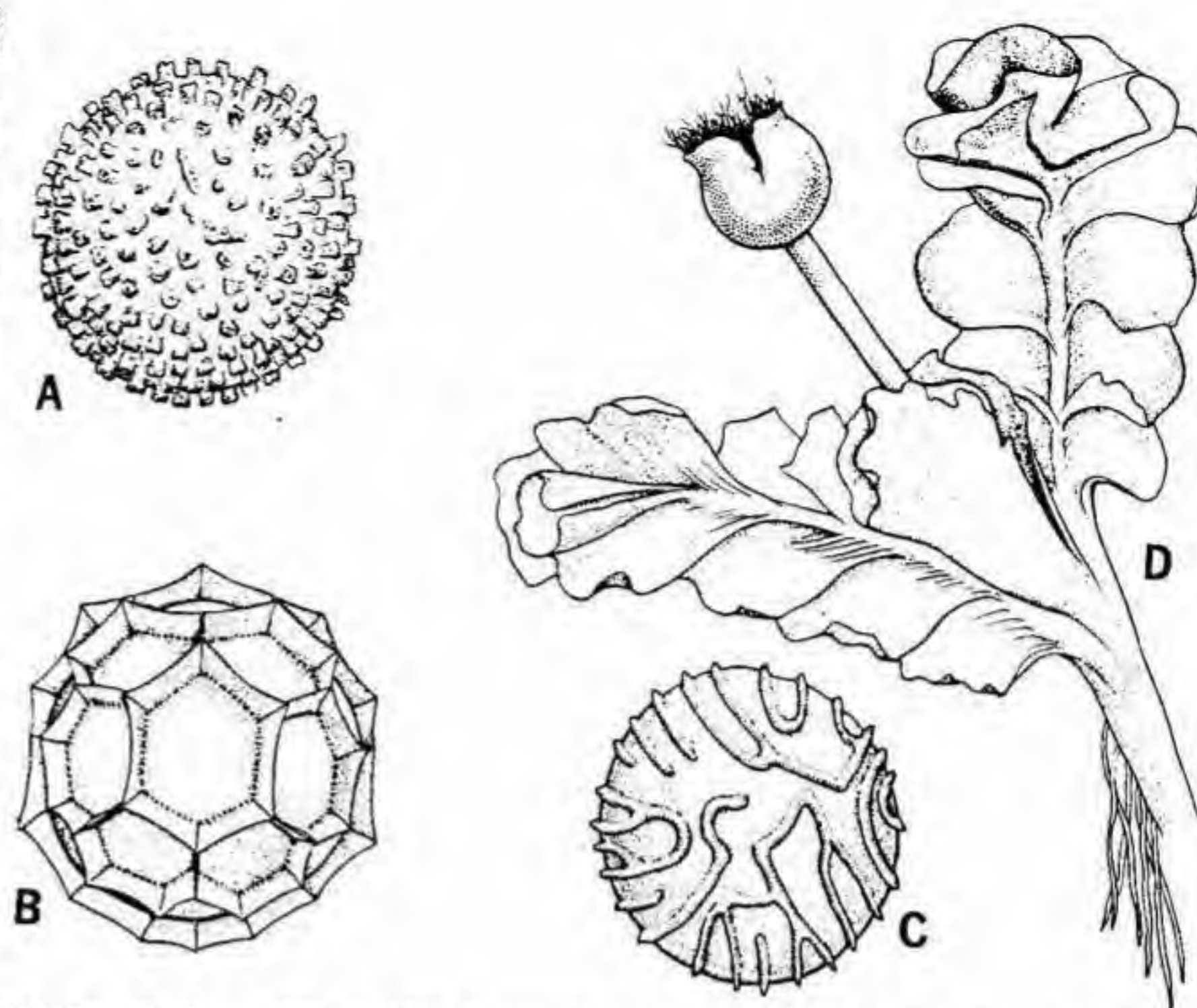


FIGURA 16-10 Metzgeriales: *Fossombronia*, con diversos tipos de espóra: A, *F. mitlenii*, x 640; B, *F. angulosa*, x 640; C, *F. wondraczeki*, x 640; D, *F. cristata*, aspecto general del gametófito mostrando un esporófito, x 25. (D, según Schiffner en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 1, pt. 3, pág. 59, fig. 34 A, 1909.)

puede ser rizado como en *Moerkia flotowiana*; o como en *Petalophyllum ralfsii*, pueden encontrarse alas monoestratificadas que emergen de la superficie dorsal del talo (fig. 16-11 C). Raramente los talos tienen dos filas de escamas dorsales cerca de la región nerviada del talo, como ocurre en *Moerkia hibernica*. El crecimiento del talo es indefinido incluso después de la producción de los órganos sexuales, que aparecen detrás de la célula apical y unidos a la superficie dorsal.

Los anteridios, de estructura parecida a la de las jungermanniales, están unidos a la superficie dorsal del talo y se encuentran sobre cortas ramas (*Riccardia*, fig. 16-11 D), en un saco globuloso formado a partir de una rama (*Metzgeria*, fig. 16-11 F), incluidos en una cámara (*Pellia*, fig. 16-11 B), desnudos (algunas especies de *Fossombronia*), o cada uno de ellos recubierto por una sola escama (*Moerkia blyttii*).

Por su estructura los arquegonios son también parecidos a los de las jungermanniales. Van unidos a una rama dorsal especial y se encuentran en el interior de un pseudoperianto (*Riccardia*), son desnudos (*Fossombronia*) o se encuentran en una cavidad en forma de bolsillo (*Pellia*). Los gametófitos pueden ser unisexuales o bisexuales.

El esporófito se parece al de las jungermanniales. En algunos géneros de las metzgeriales la ornamentación de las esporas es altamente característica. Por ejemplo, en *Fossombronia*, la forma más rápida de distinguir las especies consiste en estudiar la ornamentación de las esporas (fig. 16-10 A-C). En *Pellia*, las esporas germinan precozmente y cuando son liberadas son ya pluricelulares. De ordinario la reproducción asexual se realiza por fragmentación del talo, pero en algunos géneros existen estructuras asexuales especializadas (fig. 16-5 C, D, 11 G). En *Metzgeria*, y en *Blasia* se forman propágulos en el interior de notables receptáculos en forma de botella, que las van expulsando al exterior (fig. 16-11 G).

ORDEN MONOCLEALES. Este orden comprende una sola familia, las monocleáceas, con un solo género, *Monoclea*, y dos especies tropicales.

El gametófito es un talo de color verde a verde oliva y puede alcanzar 20 cm de longitud y 5 cm de anchura, constituyendo así una de las mayores hepáticas conocidas. El talo está formado por células parenquimáticas homogéneas y carece de espacios aéreos; por esta razón se parece a las metzgeriales. Las células superiores del talo contienen

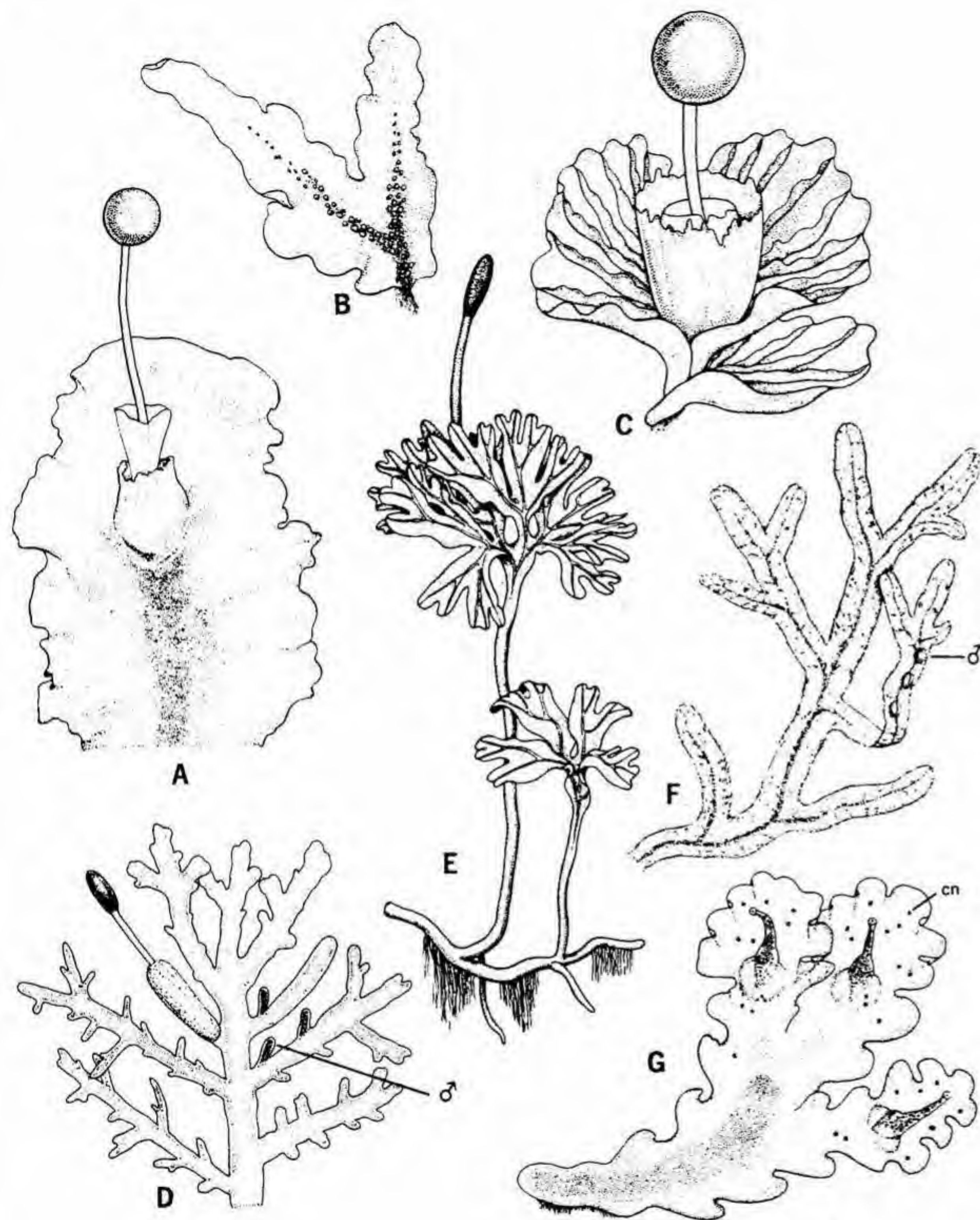


FIGURA 16-11 Metzgeriales; aspecto general de diversos tipos morfológicos; A, esporófito *Pellia neesiana*, lóbulo del talo portador de un esporófito, x 6; B, *P. neesiana* talo con anteridios, x 6; C, *Petalophyllum ralfsii*, talo con laminillas sobre su superficie superior (obsérvese la caliptra rodeada por un periginio campanulado del cual emerge el esporófito), x 6; D, *Riccardia multifida*, parte del talo, con un lóbulo esporofítico y otros anteridios, x 5; E, *Hymenophyllum* x 6; F, *Metzgeria pubescens*, talo con anteridios sobre la superficie inferior, x 8; G, *Blasia pusilla*, talo con "botellas" con propágulos, x 5. cn, colonias de *Nostoc*.

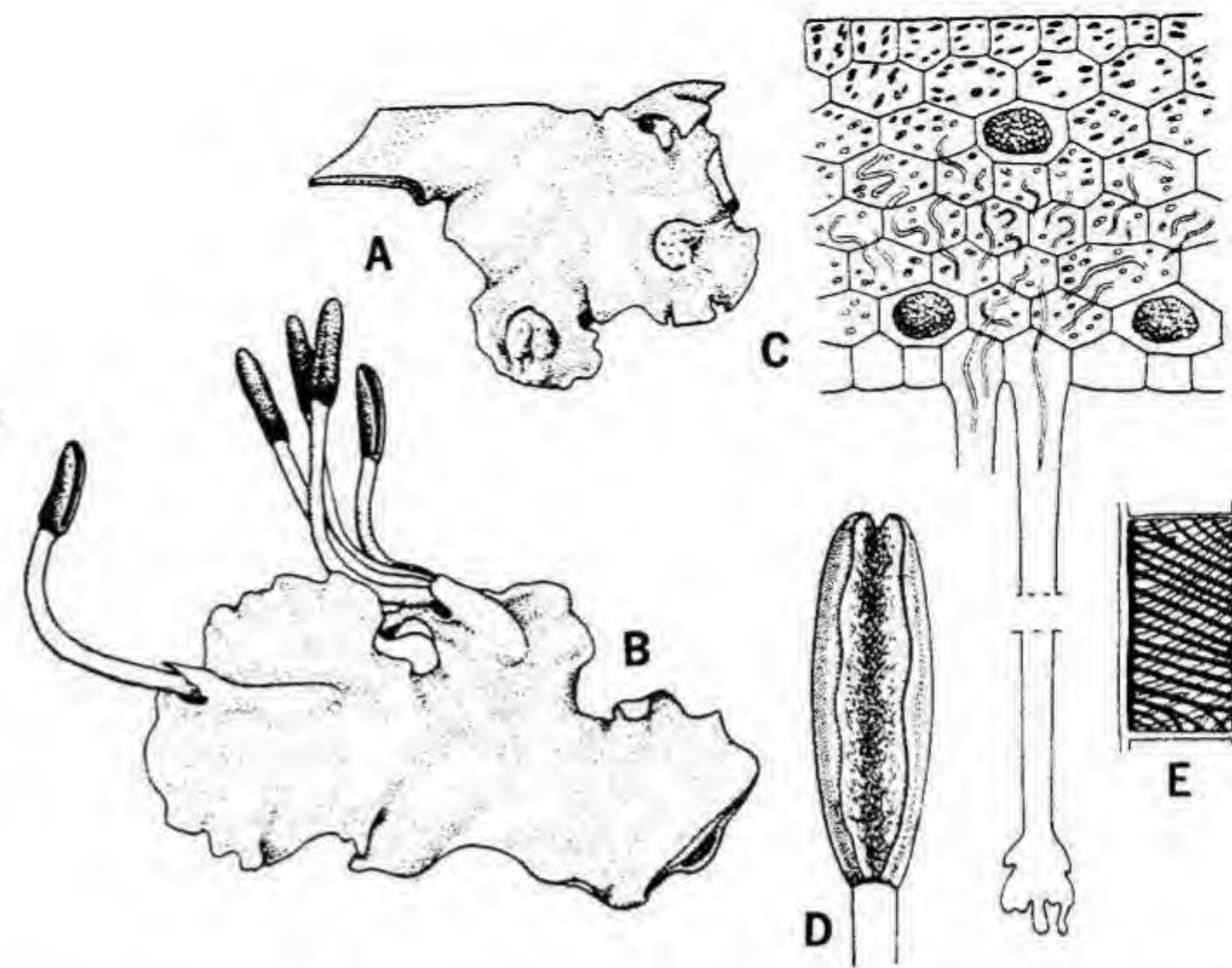


FIGURA 16-12 Monocleales, *Monoclea forsteri*: A, porción del talo con almohadillas anteridiales, x 0,75; B, porción del talo con esporófitos, x 0,75; C, corte transversal del talo, que permite ver cuerpos oleíferos, hifas fúngicas entre las células y rizoides ventrales, x 120; D, detalle del esporangio en curso de dehiscencia, x 4; E, célula de la pared de la cápsula vista en la sección longitudinal de ésta, mostrando los refuerzos de las paredes, x 100. (C-E, según Cavers, con permiso de los directores del *New Phytologist* and Messrs. Dawsons of Pall Mall, que reimprimieron la obra de F. Cavers *The Inter-Relationships of the Bryophyta*, en 1964.)

clorofila, mientras que las de la parte interior contienen granos de almidón además de cloroplastos (fig. 16-12 C). Algunas de las células dispersas entre las otras contienen un solo cuerpo oleífero pardo, característica común con los talos de las marcanciales. En algunos casos, en las células inferiores del talo se encuentra un abundante componente fúngico. Sobre la totalidad del talo se encuentran rizoides y, como en las marcanciales, son de dos tipos: algunos rizoides están orientados paralelamente a la longitud del talo, otros son verticales y sirven para fijar el talo. Unos pocos rizoides tienen engrosamientos rudimentarios en forma de clavijas, que recuerdan los que se encuentran en los rizoides de las marcanciales.

Monoclea produce gametófitos unisexuales. El talo masculino posee pequeños receptáculos en forma de almohadilla, que se encuentran detrás del punto de crecimiento de cada dicotomía del talo (fig. 16-12 A). Los anteridios se encuentran incluidos en la almohadilla anteridial, cada uno de ellos dentro de una pequeña cámara que se abre por un

poro sobre la superficie dorsal. En el talo femenino se encuentran cámaras en forma de vaina cilíndrica en la misma situación general que las almohadillas anteridiales en el talo masculino (fig. 16-12 B). Cada cámara contiene varios arquegonios y se abre mediante un pequeño poro que mira al punto de crecimiento de la dicotomía.

Con frecuencia son tres o cuatro los esporófitos que emergen en cada tubo arquegonial. La seta, que es incolora, se alarga rápidamente y levanta el esporangio cilíndrico muy por encima del talo. La cápsula, cuya pared es uniestratificada, experimenta la dehiscencia a lo largo de una fisura vertical única y se abre en forma de cuchara soltando las esporas con la ayuda de largos eláteres higroscópicos (fig. 16-12 D). La pared de la cápsula posee espesamientos peculiares consistentes en bandas ramificadas sobre las paredes radiales de las células (fig. 16-12 F).

Este orden es primitivo, y muestra algunas relaciones con las marcanciales pero también otras con las calobriales y metzgeriales. Si de él sólo se

conociera el gametófito, este género se colocaría sin duda alguna en las marcanciales; pero diversas características, entre las cuales se encuentra la dehiscencia del esporófito y la pared del esporangio, sirven para separar este género dentro de una línea de evolución distinta.

ORDEN ESFEROCARPALES. El orden esferocarpales contiene 3 géneros y aproximadamente 20 especies comprendidas en dos familias (fig. 16-13).

Básicamente se encuentran desde países templados cálidos hasta países tropicales, en donde son abundantes en algunos puntos. Tanto *Sphaerocarpo* como *Geothallus* viven sobre suelo húmedo, mientras que *Riella* es una planta estrictamente acuática que crece sobre el limo en el fondo de charcos y lagos de aguas quietas de muy poca profundidad. Todos los géneros de este orden son plantas anuales que viven en invierno. Se encuentran principalmente en regiones de invierno húmedo y verano seco.

En muchos aspectos el talo de las esferocarpales se parece al de las metzgeriales, pero existen entre ambas un cierto número de diferencias significativas. Entre los puntos semejantes se encuentra la naturaleza talosa del gametófito; aunque el gametófito de *Geothallus* es foliáceo de una manera parecida a la *Fossombronia* de las metzgeriales. El talo es ya uniestratificado ya pluriestratificado y no está diferenciado en todo su espesor; es también anacrógino. Los rizoides poseen pared lisa. Entre las diferencias básicas cabe contar la presencia de una "botella" uniestratificada alrededor de cada órgano sexual (fig. 16-13 B-E). Estas botellas se encuentran sobre la superficie dorsal del talo o, como en *Riella*, son laterales. La mayor parte de las especies producen gametófitos unisexuales. En el esporófito, las células estériles no son eláteres sino células nutritivas ricas en almidón que se rompen y aportan materiales nutritivos para el desarrollo de las esporas. En principio la seta falta. El esporangio se mantiene en el interior de la botella, incluso una vez maduro, y la dehiscencia de la cápsula se realiza por descomposición de la pared de la cápsula. Las paredes de las células de la cápsula carecen de engrosamientos especiales.

El género *Sphaerocarpo* ha sido empleado en algunos importantes estudios genéticos. Fue en este organismo donde se descubrieron por primera vez en las plantas los cromosomas relacionados con el sexo. Puesto que los relieves característicos de la espora pueden emplearse para separar las especies, y puesto que con frecuencia las tétrades se encuentran rodeadas por una membrana en el momento

de ser liberadas, este género constituye un organismo muy adecuado para los estudios genéticos. Es más, en cada tétrade dos de las esporas germinan para producir gametófitos masculinos mientras que las otras dos originan gametófitos femeninos. La profundidad de los lóbulos y el grado del rizado, así como la forma general del talo constituyen también características fenotípicas que pueden ser empleadas. La presencia de cromosomas sexuales regula el tipo de ornamentación de la espora. Así, en un talo femenino, la ornamentación de las esporas resultante de un híbrido interespecífico es característica de la espora que produce el talo materno, no el paterno.

Riella es la única hepática acuática actual de vida permanentemente sumergida, aunque la hepática fósil *Naiadita* (del Triásico) fue probablemente también de vida acuática sumergida y se considera muy relacionada con *Riella* (fig. 16-29 E-H). El talo de *Riella* es algo único entre los briófitos. En muchos aspectos es más especializado (por reducción) que el talo de *Sphaerocarpo*. Dos características evolucionadas son la limitación de los rizoides que sólo se encuentran en la base del tallito y la fusión de las partes laminares del gametófito. Las diversas fases distintas del crecimiento de *Riella* también patentizan la especialización. El notable fruncido que presenta el talo uniestratificado es desconocido en cualquier otro ser vivo del reino vegetal, y la situación de los anteridios restringida a las cámaras situadas en el margen del talo no se encuentra en ningún otro briófito.

ORDEN MARCANCIALES. Este orden, que se considera de modo general como el orden de las hepáticas más altamente evolucionado, comprende 12 familias con aproximadamente 450 especies distribuidas en 33 géneros (figs. 16-14, 15). Los miembros de este orden están distribuidos por todo el mundo, por ejemplo, el caso del género *Marchantia*. La mayoría de las especies de este género crecen sobre tierra o arcilla húmeda; unas pocas se encuentran más comúnmente en el agua. La idea típica de una hepática corresponde bien a los componentes de este orden, probablemente debido al tamaño relativamente grande del gametófito y a la abundancia de algunas de las especies.

El gametófito es siempre un talo postrado, generalmente diferenciado internamente en varios tejidos distintos. La capa de células superior constituye la epidermis, cuyas células tienen las paredes externas frecuentemente cutinizadas. En general estas células poseen poca o ninguna clorofila. En la mayor parte de los géneros la epidermis se

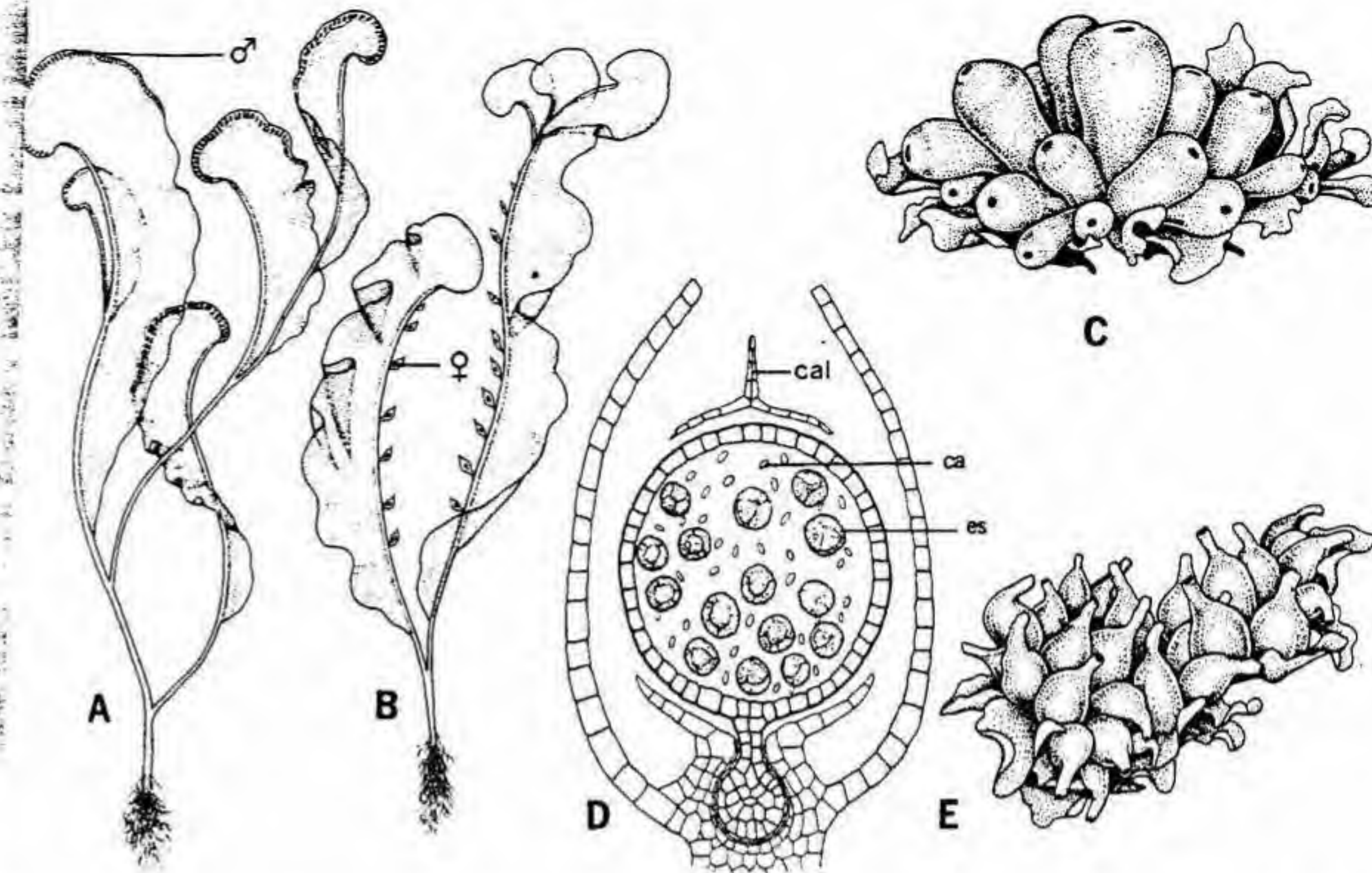


FIGURA 16-13 Esferocarpales: A, aspecto general del talo de *Riella americana* con anteridios en el margen, x 3; B, talo de *R. americana* con esporófitos sobre el tallito, x 3; C, planta arquegoniada de *Sphaerocarpos texanus*, mostrando los recipientes que encierran los esporangios, x 20; D, corte longitudinal de un esporangio de *Sphaerocarpos* y del recipiente que lo rodea, x 35; E, planta anteridia de *S. texanus* mostrando los recipientes o botellas en donde se alojan los anteridios, x 20. cal, caliptra; ca, célula alimenticia; es, esporas. (A, B, según Studhalter, de *The Scientific Monthly*, vol. 35, pág. 307, fig. 2, con permiso de *Science*; C, según Howe, con permiso de *Torrey Botanical Club Memoirs*.)

encuentra interrumpida por poros especiales que permiten que el aire penetre en las cámaras aeríferas. Estos poros están rodeados por varias células y tienen con frecuencia una estructura compleja (fig. 16-15 B, G). En la mayoría de los casos los poros se mantienen constantemente abiertos, pero en *Preissia* se cierran parcialmente cuando las células periféricas pierden una cantidad excesiva de agua y se abren de nuevo al reinstaurarse la turgescencia. Las cámaras aeríferas contienen filamentos de células ricos en cloroplastos; o bien, si dichas cámaras no poseen filamentos, las paredes que las delimitan son muy ricas en clorofila; o bien, tanto las paredes como los filamentos contienen cloroplastos. El dibujo reticulado de las cámaras aeríferas confiere a muchos de los géneros un aspecto peculiar que permite separar de forma inmediata los componentes de este orden de las demás hepáticas talosas. Por debajo de la región fotosintetizadora se encuentra una zona pluriestratificada constituida por un tejido parenquimático, principalmente

no clorofílico y que funciona como tejido de reserva; en ocasiones, entre las células parenquimáticas se encuentran con frecuencia distribuidas células mucilaginosas y células que contienen grandes cuerpos lipídicos. Una epidermis ventral delimita interiormente esta capa.

A partir de algunas de las células epidérmicas inferiores, emergen en general rizoides incoloros de dos tipos, algunos con paredes lisas y otros con engrosamientos interiores de la membrana de forma redondeada distribuidos regularmente. Los rizoides están implantados en ángulo recto respecto a la superficie del talo y también paralelos a él. Los rizoides paralelos a la superficie del talo tienen como única importancia la conducción capilar, mientras que los perpendiculares, además de realizar también esta función, fijan el talo al sustrato. Pueden también encontrarse sobre la superficie ventral del talo escamas ventrales pluricelulares. La ramificación del talo suele ser dicotómica. A veces el talo aparece ornamentado por pelos marginales.



FIGURA 16-14 Marcanciales diversas, mostrando la variedad de su morfología; A, *Asterella ludwigii*, aspecto de una porción de talo portador de carpocéfalos con esporangios, x 3; B, *Ricciocarpus natans*, aspecto del talo acuático, x 6; C, *Mannia Carrpos monocarpus*, con el talo que rodea el carpocéfalo en donde se encuentran los esporangios, x 15; D, *Mannia Carrpos monocarpus*, parte del talo con carpocéfalos (obsérvense las fisuras que constituyen la entrada a las cámaras aeríferas del rupestris, x 6; E, *M. siberica*, talo unisexual con un carpocéfalo (obsérvese el opérculo sobre el esporangio), x 5; F, fragmento del talo de *Conocephalum conicum*, con carpocéfalos portadores de esporangios, x 2; G, *Targionia hypophylla*, porción del talo con esporangios ventrales, x 3; H, *Neohodgsonia mirabilis*, talo unisexual con un carpocéfalo (izquierda) y un anteridióforo (derecha), x 4. (A, según Hattori y Shimizu, con permiso del Hattori Botanical Laboratory Journal; C, según Carr, con permiso del Australian Journal of Botany; D, E, según Schuster, con permiso del American Midland Naturalist.)

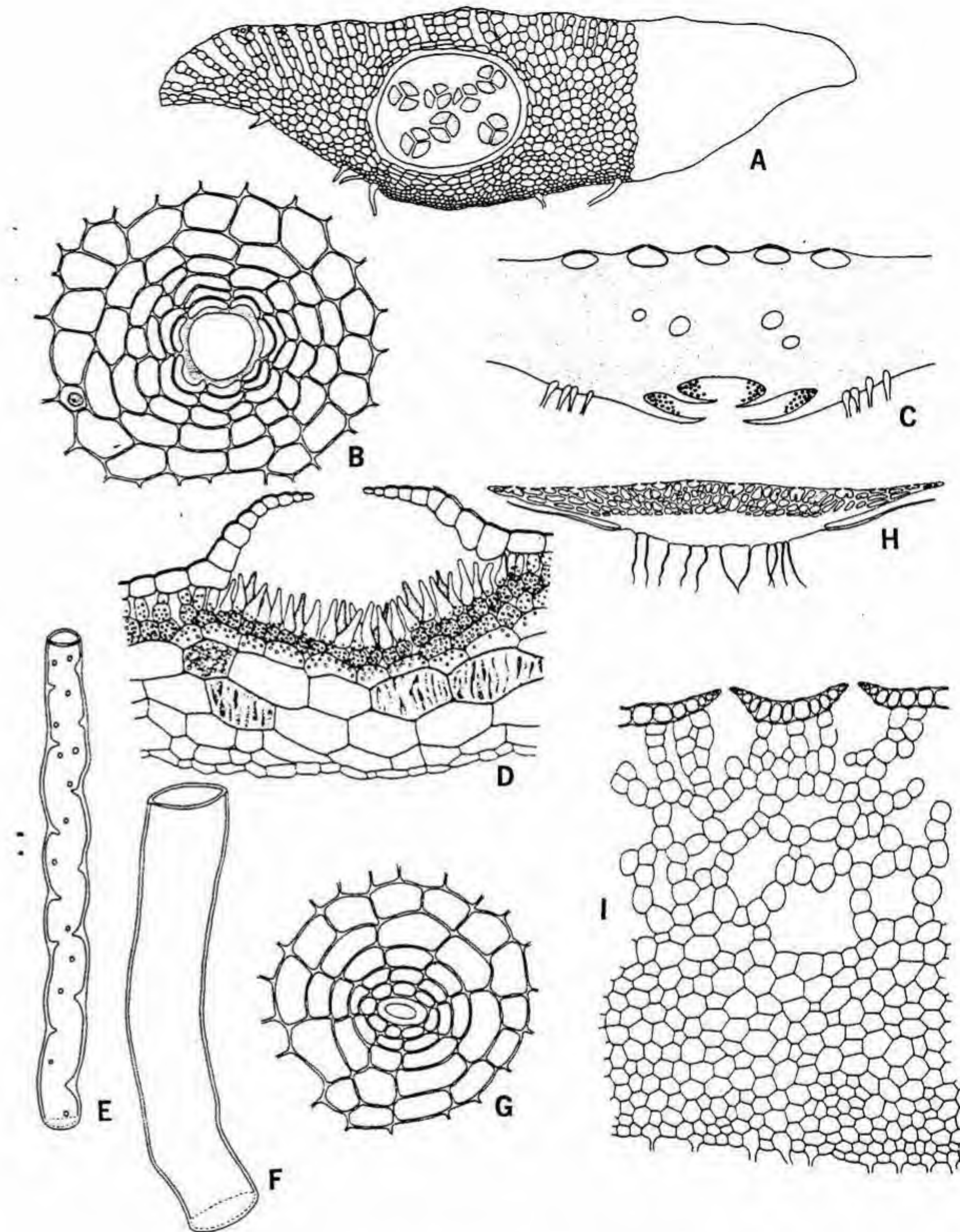


FIGURA 16-15 Anatomía de las marcanciales (secciones transversales de los talos): A, *Riccia beyrichiana*, con un esporangio que contiene esporas, x 20; B, aspecto superficial del poro de la cámara aerífera de *Conocephalum conicum*, x 180; C, sección transversal de *C. conicum*, x 20; D, cámara aerífera de *C. conicum*, mostrando los filamentos clorofilíferos, x 180; E, F, rizoides de *C. conicum*, x 360; G, aspecto superficial del poro de una cámara aerífera de *Reboulia hemisphaerica*, x 180; H, talo de *R. hemisphaerica*, x 7,5; I, detalle del talo y de las cámaras aeríferas de *R. hemisphaerica*, x 180. (A, B, G-I, según Schuster con permiso de American Midland Naturalist; C, según Cadars, con permiso de los directores del New Phytologist y Messrs. Dawsons of Pall Mall, reimpresores de la obra de F. Cavers The Inter-Relationships de Bryophyta, en 1964.)

Dentro de este orden se encuentran diversos tipos de organización histológica. En muchas especies de *Riccia* el tejido clorofílico está compuesto por columnas verticales de células entremezcladas con cámaras aeríferas verticales que se abren a la superficie superior del talo (fig. 16-15 A). También en *Riccia*, y en otros géneros, se encuentran muchas cámaras aeríferas con paredes clorofílicas uni-stratificadas (fig. 16-15 H, I). En algunos géneros, las cámaras superiores se abren a la superficie por un poro epidérmico (fig. 16-15 D, I); en otras no existe tal abertura. Como en muchas de las metzgeriales las células superiores del talo en *Dumortiera* son clorofílicas mientras que las ventrales no lo son. En *Conocephalum* y géneros con él relacionados la capa clorofílica está constituida por cámaras aeríferas con filamentos pluricelulares ricos en clorofila (fig. 16-15 D). En general estas cámaras se abren a través de la epidermis por un poro de estructura complicada (fig. 16-15 B).

Los talos pueden ser unisexuales o bisexuales, según la especie. La estructura de los arquegonios y de los anteridios no se diferencia de modo significativo de los otros briófitos. Su posición sobre el talo es variable dentro del orden. En algunos géneros la ramificación anteridial es ventral. En muchos géneros los anteridios están llevados dorsalmente por una ramificación de simetría radial especializada y compleja, el **anteridióforo**. Con frecuencia los anteridios se encuentran incluidos en un receptáculo aplanado que remata el pedúnculo perpendicular del anteridióforo (fig. 16-14 H). En otros, desprovistos de ramificación, el receptáculo es simplemente una almohadilla situada en la superficie dorsal del talo fija cerca de su ápice (fig. 16-14 E). También en otros géneros distintos, los anteridios se encuentran en cavidades dispersas cerca de la porción central engrosada del talo. En la mayoría de los casos, dentro de cada una de las cavidades se encuentra un solo anteridio.

Los arquegonios se encuentran situados de forma parecida sobre el talo. Cuando existe, el **arquegonióforo** es con frecuencia complejamente papiloso, piloso u ornamentado. El número de lóbulos del receptáculo varía; con frecuencia se encuentran cuatro lóbulos, pero puede no haber ninguno, uno, o hasta más de nueve. Los arquegonios están fijados dorsalmente, pero el crecimiento del receptáculo acaba invirtiéndolos de modo que terminan colgando con el cuello hacia abajo.

La localización de los esporófitos depende de la localización de los arquegonios. Cuando están maduros, los esporófitos suelen poseer una corta seta. La pared de la cápsula es uni-stratificada y

provista o no de engrosamientos espirales. En la mayoría de los géneros se encuentran eláteres pero en otros faltan. Como en la mayoría de las demás hepáticas, las esporas se liberan gracias a la abertura en cuatro valvas o mediante una ruptura irregular del ápice de la cápsula. En algunos géneros, las esporas se liberan solamente por descomposición de la pared de la cápsula; en otras (*Mannia fragrans*) se delimita un opérculo diferenciado, que se separa y permite la salida de las esporas. *Cyathodium* presenta una abertura parecida a un peristoma con seis o hasta ocho dientes diferenciados, pero sin opérculo que cubra el "peristoma" como en el caso de los musgos.

Las esporas son lisas o diversamente ornamentadas con complejas papilas, reticulaciones o pequeñas prominencias. La ornamentación de las esporas es una característica importante para separar las especies de algunos géneros, como *Riccia*. Los eláteres son morfológicamente parecidos a los de las jungermanniales.

Las estructuras reproductoras asexuales especiales son infrecuentes en este orden, pero muy pocos géneros —como *Marchantia*— presentan receptáculos de propágulos sobre la superficie dorsal. Tales receptáculos contienen propágulos pedunculados pluricelulares que son liberados cuando el pedúnculo se rompe (fig. 16-5 H). Por germinación, el propágulo produce un nuevo gametófito.

Se forman también en los ápices de las ramificaciones del talo propágulos que pueden sobrevivir durante los períodos desfavorables. Después del reposo del talo se desintegran, de modo que los propágulos pueden ser arrastrados por el agua o por diversos organismos hasta otra localidad.

La evolución de los gametófitos de las hepáticas presenta el modelo general siguiente, que empieza en las primitivas y sigue hasta las características más evolucionadas:

1. Hojitas dispuestas radialmente, todas ellas similares, poco diferenciadas del tallito; rizoides ausentes.
2. Hojitas dispuestas radialmente, todas ellas similares, diferenciadas del tallito, con real aspecto folioso; rizoides ausentes.
3. Hojitas dispuestas radialmente, una fila de ellas ligeramente más pequeñas y foliosas, rizoides ausentes.
4. Hojitas dispuestas bilateralmente con una fila suplementaria que constituye los anfigastros; rizoides raros.
5. Hojitas como en 4, pero la localización de los rizoides es especializada; distribuidos

por la superficie del tallito, limitadas a los anfigastros, o limitadas a almohadillas que sustituyen a los anfigastros.

6. Gametófito con hojitas de tamaño irregular y distribuidas bilateralmente, de modo que el gametófito adquiere un aspecto taloso.
7. Gametófito taloso con ramificaciones sexuales foliosas.
8. Gametófito taloso sin diferenciación de los tejidos; rizoides con pared delgada.
9. Gametófito taloso con talo muy diferenciado en tejidos; rizoides de dos tipos.

Una evolución parecida se da en otros aspectos de la estructura gametofítica, morfología del desarrollo de los órganos sexuales y estructura general del esporófito. Sin embargo, las tendencias evolucionarias seguidas por el esporófito no son tan claras como en los musgos.

CLASE ANTOCEROTOPSIDAS

A simple vista los antoceros se parecen a las hepáticas talosas, pero un cierto número de características significativas separan a esta clase de los demás briófitos. Esta clase comprende aproximadamente 100 especies que constituyen un solo orden, el de las antocerotales, que se consideran generalmente como comprendiendo una sola familia, la de las antocerotáceas, con cinco géneros.

Las antocerotales se encuentran en todo el mundo, aunque son poco frecuentes en las regiones árticas. En general crecen sobre la tierra húmeda y sombría, pero algunas son epifíticas.

Todos los miembros de este orden poseen un gametófito taloso que normalmente forma una roseta en la cual no suelen quedar muy visibles las ramificaciones dicotómicas. En algunos casos el talo está claramente recorrido por nervios; en otras tiene una banda variablemente pluriestratificada cerca del centro. En algunos casos el talo posee laminillas dorsales o prolongaciones en forma de pelo. En varias especies se encuentran propágulos pluricelulares marginales. Los talos de células parenquimáticas no están diferenciados en tejidos, aunque en ellos aparecen cavidades normalmente llenas de una sustancia mucilaginosa (fig. 16-16 H). Estas cavidades se abren con frecuencia a la superficie ventral mediante poros en forma de estoma (fig. 16-16 B) y pueden ser invadidos por una cianofícea del género *Nostoc*. No existen células mucilaginosas especializadas parecidas a las de las hepáticas. En general, cada célula del talo contiene

un cloroplasto único que rodea a un pirenoide central, como ocurre en algunas algas verdes. El margen uni-stratificado del talo es con frecuencia diversamente lobulado o crenulado (fig. 16-16 A). Muchas especies pertenecientes a esta familia presentan **tuberosidades** perennes, que en muchos casos aparecen cerca del borde del talo. Estas tuberosidades están rodeadas por una envoltura de células suberosas, y las células internas son ricas en lípidos y en proteínas. Este tipo de tuberosidades pueden estar también presentes en algunas hepáticas talosas. Se encuentran también rizoides ventrales que son unicelulares y de pared lisa.

Los órganos sexuales se encuentran profundamente hundidos en las capas superiores de los talos, que en general son bisexuales (fig. 16-16 H). En cada una de estas cámaras se producen de uno a varios anteridios. La estructura de estos anteridios es parecida a la de las hepáticas, aunque la pared anteridial es menos claramente diferenciada y el pedúnculo es en general más corto. Ciertos detalles del origen de los anteridios se diferencian también en las antocerotales de los de las hepáticas; la ruptura de las células del talo que los recubre expone al exterior a los anteridios, que emiten sus espermatozoides mediante una escisión regular o irregular de la pared anteridial.

Aunque por su contorno interno tengan forma de botella, los arquegonios no están claramente diferenciados de las otras células del talo. De esta forma el huevo se encuentra en la base de una depresión en forma de botella que se abre en la superficie dorsal del talo.

El esporófito es un huso alargado unido al gametófito por una base hinchada con aspecto de haustorio, el pie (fig. 16-16 A, D, E). No existe seta. El crecimiento del esporófito se realiza por un **meristemo intercalar** basal; de esta forma, el esporófito puede continuar creciendo mientras las condiciones externas lo favorezcan. Incluso en estado de madurez, el esporófito contiene clorofila. En la epidermis de la mayoría de las especies se encuentran estomas provistos de células oclusivas características (fig. 16-16 C). Estos estomas se abren interiormente a un sistema de espacios intercelulares.

El esporangio se rompe siguiendo dos líneas más débiles previamente formadas, que recorren toda la longitud del esporangio en maduración (fig. 16-16 A). La maduración se realiza desde el ápice hacia la base y las valvas se hienden separándose de la **columela** —un cilindro central de células estériles— para poner a las esporas en contacto con el exterior. En algunas especies las células externas y

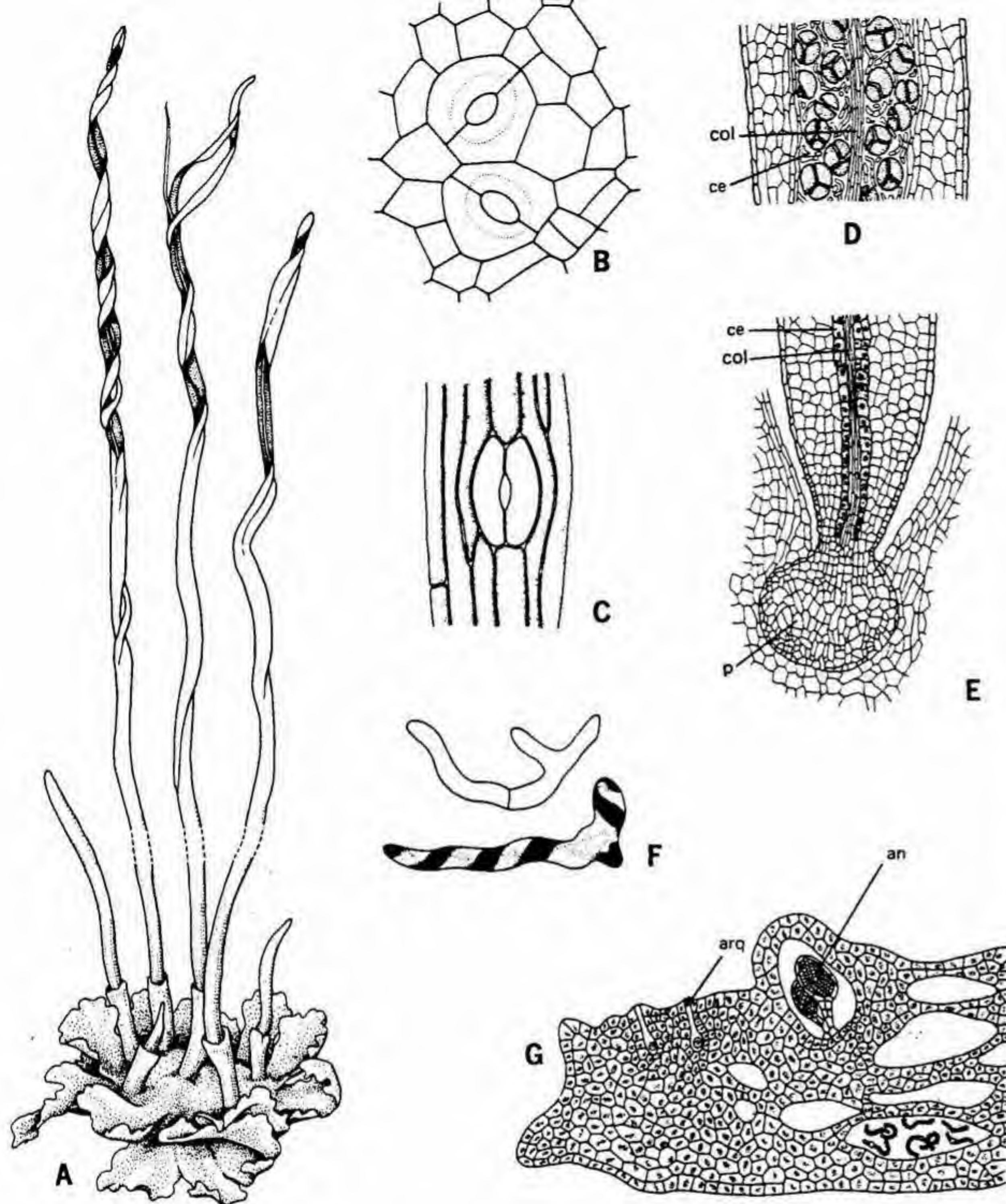


FIGURA 16-16 Morfología y anatomía de las antocerotales. A, aspecto general de *Phaeoceros laevis*, con esporangios maduros, x 5; B, poros del talo gametofítico de *Anthoceros*, x 225; C, estoma con células oclusivas, en la pared del esporangio de *Anthoceros*, x 150; D, corte longitudinal de un esporangio maduro (obsérvese la presencia de pseudoeláteres entre las tétrades de esporas), x 100; E, base del esporangio de *Anthoceros*, x 160; F, pseudoeláteres de las antocerotales (arriba, de *A. punctatus*; abajo, de *Megaceros endivaefolius*), x 500; G, corte transversal de un talo fértil, mostrando las cámaras mucilagíníferas, una de ellas con filamentos de *Nostoc* (obsérvese el cloroplasto único en cada célula), x 80. ant, anteridio; arq, arquegonio; col, columela; p, pie; ce, capa esporogénica. (F, según Proskauer con permiso del Torrey Botanical Club Bulletin; B, según Goebel, *Organographie der Pflanzen*, con permiso de G. Fischer, Jena; G, según Howe, con permiso del Torrey Botanical Club Memoirs.)

más alargadas que la columela poseen unos débiles engrosamientos espirales. Con frecuencia las valvas se arrollan y se desarrollan según los cambios de la humedad del aire, ayudando así a la expulsión de las esporas. Mientras las esporas son liberadas en el ápice del esporófito, prosigue un nuevo crecimiento en la base, que va diferenciando un nuevo tejido esporangial, y ello se prolonga mientras el esporófito se mantiene vivo. Las esporas se separan normalmente una vez liberadas, pero en algunos casos quedan formando tétrades. La ornamentación de la pared esporal varía según las especies y, hasta cierto punto, dentro de una misma especie (fig. 16-16 G). La pared es parda, amarilla o negra, también según sea la especie. Entre las esporas se encuentran pseudoeláteres alargados y más o menos ramificados, que probablemente tienen poca efectividad sobre la dispersión de las esporas. Se encuentran pseudoeláteres tanto unicelulares como pluricelulares. Los pluricelulares están constituidos por un filamento uniseriado, de varias células de longitud. En general los pseudoeláteres son de pared delgada, pero en algunos casos poseen paredes irregularmente engrosadas o presentan engrosamientos en espiral (fig. 16-16 F).

La importancia evolutiva de las antocerotales se ha destacado con frecuencia debido al parecido superficial de *Anthoceros* con ciertas plantas vasculares fósiles, los psilófitos. Existe un general acuerdo en que tanto los psilófitos como las antocerotales, tuvieron su origen a partir del mismo grupo antecesor de plantas, y muchos botánicos consideran que las antocerotales derivaron de psilófitos primitivos. ¡A otros les parece que formas parecidas a las antocerotales fueron los antecesores de los psilófitos! Las esporas de algunas especies de *Anthoceros* se parecen íntimamente a las de un psilófito fósil, *Horneophyton ligneri*.

CLASE MUSGOS

Los musgos se distinguen fácilmente de las hepáticas y de las antocerotales por un cierto número de características distintivas.

1. Todos los musgos tienen un gametófito folioso y en su mayoría las hojitas están dispuestas en de tres a cinco filas. En unos pocos géneros existen hojitas laterales y hojitas inferiores parecidas a los anfigastos de las hepáticas.

2. En muchos géneros, las células de las hojitas son alargadas y nunca presentan trígonos.

3. Las hojitas son con frecuencia nerviadas, pero en cambio son uniestratificadas de forma ge-

neral; raramente están emarginadas o lobuladas. 4. El gametófito folioso aparece generalmente a partir de un protonema filamentososo. Produce rizoides uniseriados, pluricelulares, con aspecto de protonema, que con frecuencia son clorofílicos cuando jóvenes. Al madurar, las paredes de las células del protonema y de los rizoides son en general oblicuas.

5. El esporófito está constituido por un tejido resistente y puede persistir durante varios años. Sin embargo, las esporas se producen en la cápsula a partir de un tejido esporógeno que madura al mismo tiempo; por ello, la producción de esporas por parte del esporófito está limitada a un corto período de tiempo.

6. El esporófito joven tiene una gran intensidad fotosintetizadora, pero al madurar, tanto la cápsula como la seta suelen adquirir una coloración parda.

7. La seta se alarga mucho antes de la diferenciación de la cápsula, que está cubierta por un capuchón (la caliptra) originado a partir del arquegonio roto. La pared de la cápsula carece de espesamientos transversales, y con frecuencia se encuentran estomas.

8. Las primeras fases de la diferenciación de la cápsula producen un endotecio (capa interna de células) recubierto por un anfitecio (capa externa de células). El saco esporal deriva del anfitecio, pero las células madres de las esporas pueden derivar de la capa anfitecical, o de la endotecial.

9. Las células estériles centrales parenquimáticas, que constituyen la columela, forman en general una cúpula o cilindro en continuidad con la seta. La capa esporógena forma una copa invertida que recubre la columela o un cilindro que la rodea. En unos pocos géneros dicha columela falta.

10. En la mayoría de los géneros la cápsula se abre mediante un pequeño opérculo que se separa de la parte apical de la cápsula. Bajo este opérculo la boca (peristoma) de la cápsula está en general provista de dientes (dientes del peristoma).

En los musgos, la estructura del esporófito ha evolucionado con frecuencia con mayor rapidez que la del gametófito. En consecuencia, algunos géneros poseen un esporófito altamente evolucionado y un gametófito relativamente primitivo. El esporófito y en especial el peristoma aportan la base para separar los principales órdenes de musgos. En general, los géneros relacionados que poseen gametófitos parecidos producen esporófitos también parecidos. Cuando existe un esporófito claramente reducido, aquella planta se coloca en el orden que contiene plantas con gametófitos

parecidos. En los géneros con un gametófito muy reducido, son naturalmente las características del esporófito las que tienen la preeminencia. En los musgos se han dado diversas líneas de evolución paralelas. Así, por ejemplo, dentro del orden potiales algunas especies se encuentran al mismo nivel de evolución que otras de otros géneros pertenecientes a otros órdenes. No es posible colocar los órdenes y las familias en una ordenación absolutamente lineal que refleje directamente la filogenia. Esta imposibilidad, junto con distintas interpretaciones de la información actualmente disponible, han conducido a las diversas opiniones referentes a la secuencia filogenética de los órdenes.

En los musgos existe una amplia variación morfológica, tanto en el gametófito como en el esporófito. Esto contrasta marcadamente con las hepáticas y las antocerotas en donde, dentro de la misma clase, no se da gran variación en la estructura del esporófito.

EL GAMETOFITO

Los gametófitos pueden ramificarse de un cierto número de formas corrientes. En la mayoría de las especies con gametófitos erectos, cada uno de los gametófitos que parte del protonema es básicamente no ramificado, o bien las ramificaciones son paralelas al eje principal. En unos pocos gametófitos, una rama principal erecta está coronada por un grupo de ramificaciones, de modo que el gametófito adquiere el aspecto de un pequeño árbol. Los musgos con un gametófito postrado poseen ramificaciones pinnadas, y regularmente pinnadas o simplemente irregulares. En el género *Sphagnum*, la ramificación es distinta de la de todos los demás musgos y será descrita más adelante con mayor detalle.

Las hojitas de la mayoría de los musgos presentan un contorno sencillito. La forma varía, pero la forma de la hojita es relativamente constante dentro de cada especie. En algunos géneros amplios —por ejemplo, *Bryum*— la forma de la hojita es relativamente uniforme. Como puede verse en la figura 16-23, los ápices de las hojitas, los márgenes y las bases presentan un amplio grado de diversificación. Muchas hojitas poseen expansiones diversas sobre el nervio central, el limbo o el margen. Gran parte de la superficie fotosintetizadora de *Polytrichum*, por ejemplo, se limita a las laminillas paralelas en forma de cinta implantada perpendicularmente a la superficie superior de las hojitas en la dirección del nervio (fig. 16-20 F).

Las células de las hojitas presentan una variedad de formas semejantes. Aunque las paredes celulares pueden cambiar en grosor y en regularidad, nunca existen en ellas trígonos. En muchos musgos, la superficie de la célula presenta papilas cuyo número y complejidad varía. Estas papilas son engrosamientos en forma de verruga de la pared celular y son especialmente bien visibles por encima del protoplasto de la célula. Los cuerpos lipídicos son más simples que los de las hepáticas. La disposición de las células de distintas formas de la célula, la naturaleza de las papilas, la forma de la hojita, la estructura del margen, base y ápice foliares, son todas ellas características importantes que permiten distinguir un musgo de otro.

Asimismo, el nervio foliar, presenta una considerable variedad entre los géneros. Este nervio puede presentar células alargadas o cuadradas sobre su superficie; en corte transversal, dichas células pueden ser todas parecidas, o algunas de ellas tener la pared engrosada y otras la pared delgada. El nervio es único, doble o falta. Puede ser corto o puede recorrer la totalidad de la longitud de la hojita. Puede ser papiloso, mientras el resto de la hoja es liso; en ocasiones presenta expansiones laminares o dientes. Estas características vienen determinadas genéticamente y son valiosas para distinguir las diversas especies de musgo.

En general las hojitas se encuentran dispuestas en más de tres filas y normalmente están dispuestas en espiral sobre el tallito. En algunos géneros están implantadas en dos filas, pero esto no es lo normal. En la mayoría de los musgos, todas las hojitas de una misma planta son parecidas. En los musgos erectos, las hojitas de la parte más antigua del tallito tienden a ser más pequeñas que las de la porción superior de éste. Las hojitas que rodean los órganos sexuales se diferencian con frecuencia de las demás hojitas; las que rodean los anteridios se denominan hojitas perigonales y las que rodean los arquegonios se denominan hojitas periqueciales.

La disposición de los órganos sexuales es en general constante en cada especie. Los gametófitos son unisexuales o bisexuales, y en los gametófitos bisexuales los distintos órganos sexuales pueden encontrarse sobre la misma ramita o sobre distintas ramitas. El gametófito es erecto y fijo sobre el sustrato por la base, o bien el tallito crece rastrero y de su superficie ventral emergen grupos de rizoides para fijarlo al sustrato. En algunos géneros existe un protonema persistente, con frecuencia extenso, que fija al sustrato el reducido gametófito, portador de hojitas.

Los rizoides tienen una morfología relativamente constante en todos los musgos. Se trata de filamentos parduscos uniseriados y pluriramificados. Las paredes celulares son lisas o papilosas. Los tabiques que separan las células varían desde ser transversales hasta ser regularmente oblicuos. Los rizoides se encuentran predominantemente por el tallito, pero en algunos musgos —especialmente en los que viven en medio acuático— aparecen en ocasiones sobre las hojitas. Algunos musgos carecen de rizoides en el gametófito maduro (por ejemplo *Sphagnum*), mientras que el tallito de otro (por ejemplo *Anacolia*), está densamente revestido de rizoides. Los rizoides fijan la mayoría de los musgos a sus sustratos. En los medios húmedos, el ápice de las ramitas de los musgos postrados presenta con frecuencia rizoides que se fijan al sustrato. En algunos musgos (por ejemplo *Funaria hygrometrica*) la principal función de los rizoides parece ser la de servir como red capilar para la conducción de agua.

Desde el punto de vista anatómico, el tallito de los musgos es mucho más complejo que el de las hepáticas foliosas. Alcanza su máxima complejidad en los grandes musgos erectos, en las politríquidas (fig. 16-20 G).

EL ESPOROFITO

El esporófito de los musgos muestra una diversidad parecida. Puesto que las características son probablemente reguladas genéticamente, pueden ser de un valor taxonómico considerable. La seta puede ser larga, levantando la cápsula muy por encima de las hojitas periqueciales, o bien corta, o prácticamente ausente, con la cápsula inmersa entre las hojitas periqueciales. En las andréideas y en las esfágnidas, el crecimiento de un tejido gametofítico privado de hojitas (denominado **pseudopodio**) bajo la cápsula en desarrollo, eleva a ésta por encima de la parte foliosa del gametófito. La seta puede ser papilosa o lisa y su color varía ampliamente; posee clorofila cuando es joven, aunque en algunos géneros el contenido en ésta es muy bajo. En muchos musgos, tanto la seta como la cápsula son pardas cuando el esporófito está maduro.

La cápsula presenta una considerable variabilidad en la forma, pero la pared es en general lisa (fig. 16-25). La parte inferior de la cápsula, que se encuentra justo debajo de la capa esporógena se denomina la **apófisis**. Esta apófisis está en algunos casos especializada, como en muchos géneros de las *Esplacnáceas* (fig. 16-25 D). En muchos musgos

los estomas se abren con mucha frecuencia en espacios intercelulares de la apófisis (fig. 16-27). Es posible que los estomas tengan importancia en los intercambios gaseosos, pero probablemente se trata de estructuras vestigiales; su verdadera función, si es que tienen alguna, se nos escapa. De forma característica, poseen dos células oclusivas, pero en unos raros casos hay más de dos. En algunas ocasiones, los estomas están formados por una sola célula provista de una abertura longitudinal en su parte media; en otros casos, el poro estomático está obturado. Los estomas pueden encontrarse en la superficie de la cápsula, o bien estar prácticamente escondidos por la extensión de las paredes de las células que quedan casi encima del poro, de forma que éste queda relegado al fondo de una invaginación. Aunque los musgos acuáticos carecen normalmente de estomas en la cápsula, *Sphagnum* posee muchos estomas rudimentarios.

La mayoría de los musgos tienen un peristoma. Los dientes del peristoma exhiben una notable diversidad, tanto entre los órdenes como entre los géneros (fig. 16-27), pero son constantes dentro de cada especie. Algunos musgos tienen dientes del peristoma macizos y celulares como en los de la subclase tetrafidas (fig. 16-19 E). En otras, como en las del orden dicranales existe un solo anillo de dientes del peristoma, cada uno de ellos ornamentado e integrado por restos de paredes celulares (fig. 16-27 F). Otro tipo de musgos presentan un peristoma con dos series de dientes; el peristoma externo es en general bastante parecido al de las dicranales, pero el peristoma interno suele ser incoloro y bastante delicado (fig. 16-27 A, C, D, H). En un cierto número de musgos el peristoma es rudimentario y está formado por finos fragmentos de diente. Aun cuando tengan un opérculo, muchos carecen de peristoma; otros musgos carecen de opérculo y, en este caso, la cápsula se abre irregularmente.

También varía la morfología y la disposición de la caliptra. Puede ser perfectamente lisa, o papilosa, o recubierta de filamentos aplicados sobre su superficie (fig. 16-20 B, 25 A, C, G).

LA AOSPORIA EN LOS MUSGOS

Puesto que cualquier célula joven, tanto del esporófito como del gametófito, es potencialmente capaz de producir un protonema, es posible llevar a cabo un cierto número de interesantes experimentos genéticos con muchos musgos. Si para ello se emplea un gametófito, es posible producir otro

con una constitución genética idéntica a la del predecesor. Sin embargo, si las células del esporófito originan un gametófito, entonces este gametófito es genéticamente distinto del que dio origen al esporófito. El protonema producido a partir de un esporófito es diploide ($2n$) mientras que el gametófito parental es haploide ($1n$).

El protonema $2n$ y el protonema haploide originan un gametófito folioso normal de la misma forma. Sin embargo, la potencialidad de este protonema diploide para producir un esporófito normal es notable, como se ha demostrado en el género *Tetraphis* de las tetrafídeas. (En *Physcomitrium*, un gametófito diploide fue inducido a producir esporangios normales sobre los ápices de hojas en desarrollo.) Este fenómeno se llama aposporia. Cruzando gametófitos diploides y haploides de la misma especie se han sacado muchas enseñanzas sobre la sexualidad de los musgos. Se ha sugerido que la hibridización y la aposporia han tenido importancia en el desarrollo de diversas razas de musgos, y pueden haber colaborado en la producción de algunas especies.

SUBCLASES DE MUSGOS

La clase musgos comprende por lo menos 15 órdenes con más de 80 familias que pueden repartirse de modo conveniente en seis subclases: esfagnidas, andreeídas, tetráfidas, politríquidas, buxbaumíidas y bríidas. Cada subclase corresponde a una línea de evolución distinta, y las relaciones entre ellas no están claras por la escasez de material fósil y de especies actuales. Se pueden distinguir con la clave dicotómica de la tabla 16-1.

SUBCLASE ESFAGNIDAS

El género *Sphagnum* es el único representante de la subclase esfagnidas. Se distinguen unas 100 especies de esfagnos, aunque se han descrito más de 300. Hay en todo el mundo, pero sólo forman turberas extensas en el hemisferio norte.

EL GAMETOFITO. El protonema de *Sphagnum* es un talo uniestratificado e irregularmente lobulado, que posee un cierto número de rizoides filamentosos y pluricelulares (fig. 16-17 J). En general produce un solo gametófito folioso que carece de rizoides. En algunas especies, el protonema que parte directamente de la espora produce unos brotes con aspecto de rizoides, a partir de los cua-

TABLA 16-1

CLAVE DE LAS SUBCLASES DE MUSGOS

- A. Dientes del peristoma macizos, pluricelulares, sin ornamentación ni bandas transversales, en una sola serie; si faltan, suele existir un epifragma B
- A. Dientes del peristoma finos, formados por partes de dos paredes celulares adyacentes dispuestas en una serie lineal, de ordinario ornamentadas y con bandas transversales, con frecuencia en dos o más series; si faltan, falta también el epifragma C
- B. Peristoma con cuatro dientes, epifragma ausente; seta presente; hojitas sin laminillas; el protonema forma con frecuencia hojitas frondiformes Tetráfidas
- B. Peristoma de 32 ó 64 o más dientes, o sin ellos; epifragma generalmente presente; hojitas con laminillas; el protonema nunca produce hojitas frondiformes Politríquidas
- C. Dientes del peristoma ausentes; seta prácticamente ausente; la cápsula emerge de las hojas periqueciales gracias a un pseudopodio D
- C. Dientes del peristoma normalmente presentes; seta normalmente presente; cápsula nunca emergente sobre un pseudopodio E
- D. La cápsula se abre mediante un opérculo; el gametófito presenta hojitas que contienen células muertas, hialinas y provistas de poros, con engrosamientos en espiral en la pared, rodeadas por varias células clorofilíferas alargadas; protonema taloso Esfagnidas
- D. La cápsula se abre generalmente por cuatro fisuras longitudinales preformadas; el gametófito presenta hojitas con pequeñas células de membrana muy gruesa; el protonema tiene una estructura laminar pluriramificada Andreeídas
- E. Esporangios ovoides y oblicuos, y más o menos aplanados por la superficie superior, con el extremo estrecho apuntado; peristoma interno constituido por un manguito hialino y plisado; peristoma externo constituido generalmente por varias filas de dientes filamentosos e irregulares, o bien rudimentario Buxbaumíidas
- E. Esporangio diverso pero nunca ovoides y oblicuo como en el caso anterior (E); peristoma interno ausente o, si está presente, nunca con un manguito plisado; peristoma externo, cuando existe, constituido por una sola fila de dientes Bríidas

les puede producir un gametófito folioso. Los gametófitos suelen ser francamente grandes. Algunos alcanzan longitudes de casi 1 m, aunque la parte viviente raramente supera 0.2 m de longitud; en las

formas compactas, la parte viva no suele superar unos pocos centímetros de longitud. El gametófito es peculiar, tanto por su estructura detallada, como por su morfología general. El tallito principal presenta hojitas ampliamente separadas entre ellas que en general son distintas de las de las ramas. Dichas ramas se encuentran normalmente en grupos de tres a ocho. Estos fascículos aparecen cada cuatro hojitas caulinares. Si la especie vive sumergida, todas las ramas son aproximadamente iguales; pero en los gametófitos emergidos normalmente existen determinadas ramas divergentes que crecen alejándose del tallito, mientras que otras ramas péndulas se mantienen aplicadas al tallito (fig. 16-17 A). Las ramas péndulas son normalmente más finas y poseen hojitas más pequeñas, en comparación con las ramas divergentes. En el ápice de cada brote, todas las ramas forman un grupo denso o capítulo.

Las hojitas están insertas sobre todas las ramas en forma densamente imbricada. Todas las hojitas son uniestratificadas y carecen de nervio. Las hojitas maduras están constituidas por un retículo de células clorofilicas que rodean a grandes células hialinas muertas (fig. 16-17 D). Las células hialinas suelen poseer engrosamientos transversales y poros, y presentan de ordinario una sección transversal hinchada y ampliamente circular; son de cinco a diez veces más amplias que las células clorofilicas. Estas últimas varían en cuanto a su sección transversal y su posición respecto a la superficie de la hojita (véase fig. 16-17 E-G). El margen de la hojita es entero y bordeado o no por células lineares, o aparece deshilachado, lo que indica que un cierto número de células marginales han sido resorbidas.

El tallito es con frecuencia frágil y se mantiene por flotación en el agua o por apoyo en otros tallitos de un grupo compacto de muchos gametófitos que llegan a constituir una almohadilla o alfombra extensa. Las células corticales del tallito son hialinas y en número de una a cinco capas. Estas células son con frecuencia porosas y poseen engrosamientos en espiral semejantes a los de las células foliares y hialinas o son porosas y desprovistas de engrosamientos y de espirales (fig. 16-17 H, I, M, N).

El córtex de las ramitas tiene siempre una sola capa de células de espesor. En algunas especies, las células porosas se especializan hasta convertirse en ampulas o células en retorta, alargadas y dispersas, que tienen la forma de frascos con un poro apical, y se encuentran dispersas entre células hialinas no porosas de menor tamaño (fig. 16-17 M, N). Debi-

do a la presencia de tales células hialinas y porosas muertas, los gametófitos de *Sphagnum* absorben grandes cantidades de líquido, en algunos casos más de veinte veces su propio peso. El eje central, situado debajo del córtex, se diferencia en general en una región externa pluriestratificada constituida por células de pared más gruesa (normalmente coloreada) y un cilindro central constituido por células parenquimáticas hialinas, de pared delgada (fig. 16-17 H).

Las ramitas sexuales se encuentran generalmente cerca del ápice de la planta, con mayor frecuencia en la parte externa del capítulo. Los arquegonios se encuentran sobre una corta ramificación periquecual y están rodeadas por hojitas del periquecio generalmente mayores que las demás y ligeramente distintas por sus detalles celulares. Los anteridios aparecen en ramas divergentes independientes, que están ligeramente hinchadas cerca del ápice, lo que confiere a estas ramitas un aspecto amentiforme. La parte engrosada de la ramita posee un anteridio único situado en la axila de cada hojita. Los anteridios son globulosos como los de las hepáticas, y cada uno de ellos está sostenido por un pedúnculo alargado.

EL ESPOROFITO. Las especies de *Sphagnum* se distinguen basándose enteramente en caracteres del gametófito. El esporófito es efímero, y en algunos casos se produce con poca frecuencia; por ello *Sphagnum* suele encontrarse sin él. Cuando está presente, se observa que prácticamente sólo consta de la cápsula (fig. 16-17 L). El pie está un poco engrosado dentro del ápice del pseudopodio, que se alarga para elevar la cápsula por encima de las hojitas periqueciales. De ordinario una sola cápsula emerge de cada periquecio.

Existe una caliptra fina e incolora, que protege al esporófito durante la primera fase de su desarrollo y que se desgarrá después irregularmente a medida que la cápsula se diferencia, de modo que sus jirones suelen quedar en la base de la cápsula una vez madura. El opérculo puede ser ligeramente aplanado o convexo. La pared de la cápsula presenta sobre la superficie numerosos estomas no funcionales.

La pared de la cápsula tiene dos regiones bien diferenciadas. La epidermis uniestratificada, presenta los estomas rudimentarios; una vez madura, las células de dicha epidermis poseen las paredes más engrosadas. La segunda región de células parenquimatosas situadas debajo de la epidermis es pluriestratificada y establece continuidad con una columela en forma de cúpula (vease fig. 16-17 L).

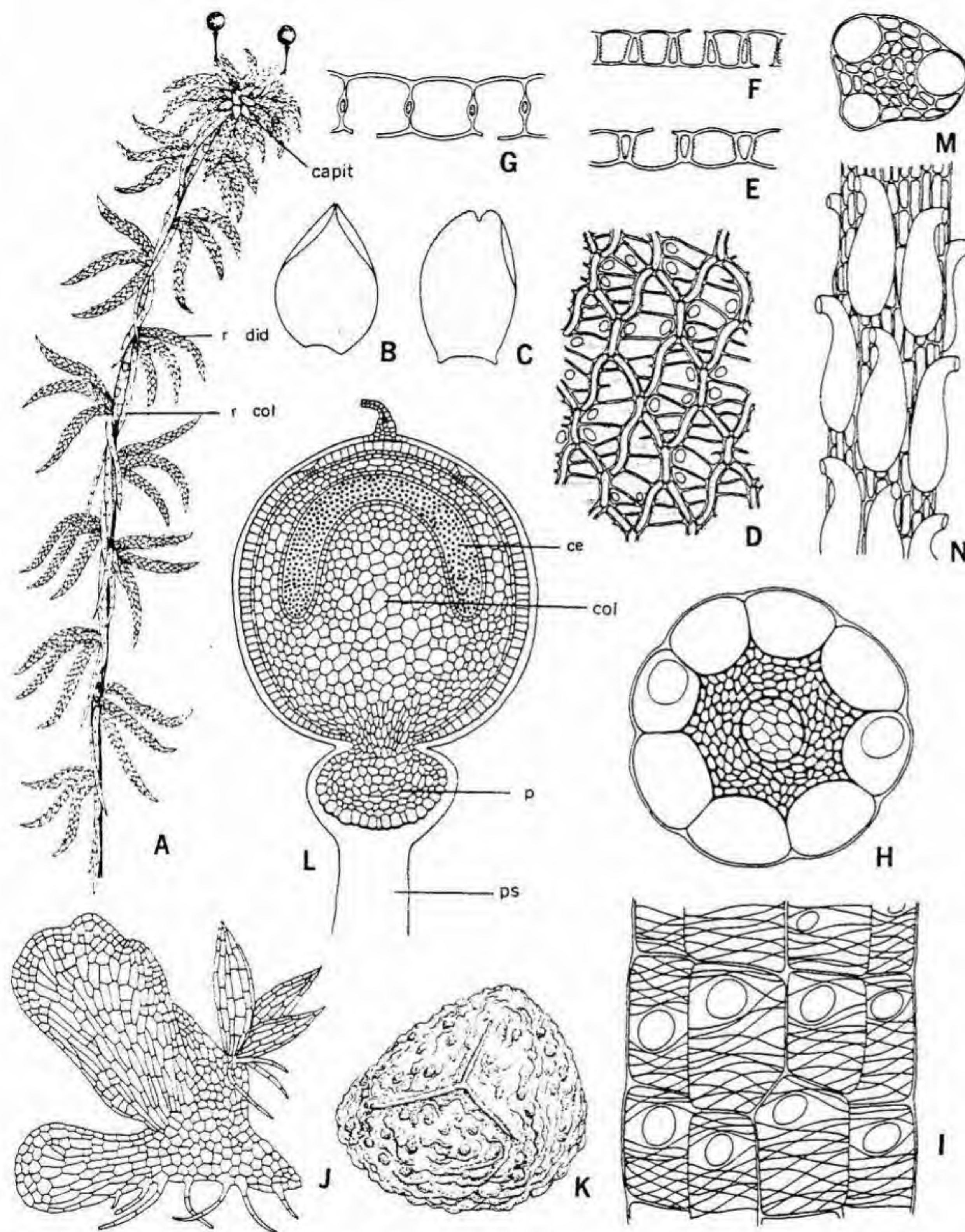


FIGURA 16-17 Morfología y anatomía de la subclase esfagnidas: A, aspecto general de una ramita de *Sphagnum papillosum*, con esporófitos, x 1; B, hoja de una rama de *S. papillosum*, x 12; C, hojita del tallito de *S. papillosum*, x 12; D, células de la hoja de *S. papillosum* (obsérvese el retículo de células clorofilíferas que rodea las células hialinas provistas de poros; obsérvese también los engrosamientos en forma de fibra de las paredes de dichas células hialinas), x 165; E, corte transversal de una hojita de *S. papillosum*, mostrando las relaciones entre las células hialinas y las clorofíceas, x 165; F, lo mismo, en una hojita de *S. squarrosum*, x 215; G, lo mismo, en una hojita de *S. magellanicum*,

Las células de dicha pared son clorofilicas durante el desarrollo de la cápsula, pero los cloroplastos desaparecen una vez ésta ha madurado. Una masa de esporas cupuliforme recubre la columela, y la pared externa de la cápsula recubre por fuera esta capa esporógena. Al igual que en las antocerotópsidas, las células esporógenas y las de la pared de la cápsula derivan del anfitecio. Por ello *Sphagnum* se diferencia de la mayoría de los demás musgos.

La ornamentación de las esporas varía según las especies de *Sphagnum*, pero no ha sido estudiada con mucho detalle (fig. 16-17 K). La dispersión de las esporas es notable. Al madurar el esporangio la columela se contrae, dejando un espacio lleno de un gas. El diámetro de la cápsula se contrae también a medida que ésta se seca, cambiando su forma de esférica a cilíndrica. Este cambio origina una compresión del gas encerrado bajo las esporas. Cuando este gas comprimido alcanza una presión de aproximadamente cinco atmósferas, el opérculo no puede ya retenerlo por más tiempo. Con ello este opérculo es expulsado en forma explosiva, y el gas que escapa arrastra las esporas al aire.

ECOLOGIA. Los esfagnos constituyen un componente importante de la vegetación de la mayoría de las regiones glaciadas del hemisferio Norte. Las especies acuáticas que crecen en los márgenes de los lagos y charcas colaboran en la acidificación de estas piezas de agua. A causa de esta acidez, así como debido a la acumulación de sustancias antisépticas producidas por *Sphagnum*, el medio acuático queda relativamente desprovisto de organismos descomponedores de materia orgánica; por ello la materia orgánica que se incorpora al agua se descompone lentamente y se acumula en el lago. Las especies acuáticas de *Sphagnum*, que al principio estaban relegadas a los bordes del lago, forman una alfombra flotante de materia orgánica, que crece hacia el centro del lago. Este tapiz tembladizo constituye un hábitat adecuado para otras plantas, entre las que se cuentan otras especies de *Sphagnum*. En consecuencia se produce una acumulación de materia orgánica tanto en el fondo del lago como en su borde. Los sedimentos de fondo

son limos orgánicos finos, pero los depósitos de *Sphagnum* son más fibrosos. Con el tiempo la totalidad de la pieza de agua queda completamente recubierta por una vegetación formadora de turba, y en algunas zonas la turbera puede quedar recubierta por un bosque.

Estos depósitos turbosos del lago tienen importancia para la reconstrucción de la historia de la vegetación de una zona determinada. El polen y las esporas que durante el año caen en un lago de este tipo acaban depositándose sobre el fondo y evitan con ello su descomposición. Año tras otro van agregándose nuevos depósitos, de modo que cada capa conserva las esporas de muchas de las plantas que crecen en las proximidades del lago. Si no existen corrientes de agua que alteren la disposición de estos depósitos, un análisis cuidadoso de la abundancia de cada tipo de esporas que se encuentran en los sedimentos turbosos nos permitirá reconstruir la sucesión de la vegetación.

Aunque *Sphagnum* disminuye la humedad de algunos medios, aumenta la de otros. Una colonia de *Sphagnum* en expansión que alcance los límites de un bosque, puede, por su mayor capacidad de retención y de absorción de agua, hacer que el suelo quede tan saturado que los árboles del bosque resulten dañados o muertos. De esta forma, un medio turboso puede extenderse remontando pendientes e influir de modo importante sobre la estructura y la productividad de un bosque.

INTERRELACIONES. Con frecuencia se considera que *Sphagnum* pertenece a una clase independiente, la clase *esfagnos*. Sin embargo, los descubrimientos de Neuberg demostraron la presencia de géneros de musgos del Pérmico que se parecen a las esfagnidas en algunos aspectos y a las briidas en otros. Por ejemplo, por su tamaño o forma general de la hojita, el género fósil *Intia* se parece a algunas briidas. Sin embargo, las células foliares presentan en ocasiones un fuerte parecido con la disposición característica de las hojitas de *Sphagnum*. En *Vortucannularia* el parecido es aún más pronunciado; y en *Protosphagnum*, las células clorofilicas y las células hialinas están claramente diferenciadas, de

x 235; H, corte transversal de un caulidio de una rama de *S. papillosum* (obsérvese las células externas hialinas y las células de pared oscura del eje central), x 295; I, aspecto externo del tallito de *S. papillosum*, mostrando las células hialinas externas provistas de poros, con sus refuerzos fibrilares, x 225; J, protonema protálico de *Sphagnum* con un brote joven provisto de hojitas, x 75; K, espóra de *S. papillosum*, mostrando la ornamentación de la pared esporal y el poro trirradiado, x 1100; L, corte longitudinal de una cápsula de *Sphagnum*, mostrando su anatomía, x 95; M, corte transversal de un tallito de una rama de *S. tenellum*, x 120; N, aspecto externo de un tallito de una ramita de *S. tenellum*, mostrando ampullas hialinas, x 120. col, columela; p, pie; ps, pseudopodio; ce, capa esporógena; capit, capitulo; r did, ramas divergentes; r col, ramas colgantes. (L, según Cavers, con permiso de los directores del *New Phytologist* y de Messrs. Dawsons of Pall Mall, reimpresores de la obra de F. Cavers *The Inter-Relationships of the Bryophyta*, en 1964.)

modo muy parecido al de *Sphagnum* (fig. 16-29 A D). Según parece, *Sphagnum* se encuentra en la misma línea general de evolución que los demás musgos, aunque ocupa una posición claramente aislada respecto de ellos. Dentro del género, las especies que se consideran más primitivas son predominantemente acuáticas, mientras que las más evolucionadas se encuentran en condiciones ecológicas un poco más secas.

IMPORTANCIA ECONOMICA. En jardinería se emplea turba de *Sphagnum* en parte con el objetivo de aumentar la capacidad de retención de humedad del suelo. La turba de *Sphagnum* tiene un cierto número de otros usos. Por ejemplo, en Irlanda, la turba se ha venido usando desde antiguo como combustible. Durante la primera guerra mundial, *Sphagnum* se empleó extensamente para la confección de apósitos y curas de empleo sanitarios. Su elevada capacidad de absorción y sus propiedades antisépticas hacían que este material fuera superior al algodón en ciertos aspectos.

SUBCLASE ANDREEIDAS

Esta subclase comprende un orden único, el orden *Andreeales*, con una sola familia, andreeáceas. Esta familia está constituida por tres géneros: *Andreaea*, *Acroschisma* y *Neuroloma*. *Andreaea* se encuentra en todo el mundo, pero es especialmente frecuente en los climas templados fríos. Los otros géneros se conocen solamente del hemisferio meridional, en donde son raros y probablemente relegados a la parte templada de América del Sur. Todos estos géneros forman almohadillas de color negro pardusco o negruzco sobre las rocas silíceas desnudas. Unas pocas especies crecen en sitios húmedos, mientras que la mayoría se encuentran sobre losas y rocas expuestas. Crecen desde cerca del nivel del mar hasta localidades alpinas elevadas y en ocasiones aparecen de modo destacado en zonas cubiertas hasta tarde por la nieve.

Andreaea está representada por más de 100 especies descritas, pero probablemente un estudio detenido reduciría las especies bien definidas a menos de 50. *Acroschisma* y *Neuroloma* poseen cada una de ellas una sola especie (fig. 16-18).

EL GAMETOFITO. En *Andreaea* la espora germina dentro de la pared esporal, transformándose en una masa globulosa pluricelular. Cuando la pared de la espora se rompe, emerge de ella un protonema clorofílico de aspecto taloso y plurirra-

mificado (fig. 16-18 G). Este protonema origina con frecuencia lóbulos elípticos uniestratificados que aumentan la superficie fotosintetizadora (fig. 16-18 F). Estos lóbulos producen un protonema taloso que puede a su vez producir propágulos que se diferencian dando lugar a gametófitos foliosos (fig. 16-18 G). Los gametófitos se fijan al sustrato por medio de rizoides característicos, del tipo de los musgos.

Una vez maduro, el gametófito folioso puede ser unisexual o bisexual. Está libremente ramificado, y sólo las porciones más jóvenes son clorofilíferas; el resto del gametófito es rojizo o pardusco. Las hojitas dispuestas en espiral apretada (fig. 16-18 A, C) pueden ser nerviadas o no, según la especie. La mayor parte de la hojita es uniestratificada. Las células de las hojitas son pequeñas, principalmente isodiamétricas y de pared gruesa, y con frecuencia presentan papilas. Las hojitas periqueciales son en general distintas de las del resto del gametófito; en las especies bisexuales, las hojitas perigonales son también distintas. El tallito, constituido por células de pared gruesa, no está diferenciada en capas reconocibles (fig. 16-18 E). Parecidos a los de la mayoría de los musgos, los anteridios son ligeramente alargados y pedunculados y los arquegonios tienen forma de botella. Dispersas entre los órganos sexuales se encuentran paráfisis filamentosas.

EL ESPOROFITO. Al igual que en las esfagnidas, el esporofito está sostenido por un pseudopodio. En general, la estructura de la cápsula es parecida a la de *Sphagnum*. La pared de dicha cápsula es pluricelular (aunque carece de estomas), la columela es alargada y cupuliforme, y las células esporógenas recubren externamente dicha columela (fig. 16-18 H). La caliptra está regularmente deshecha en jirones al igual que en *Sphagnum*, o bien una porción de ella es arrastrada por la cápsula, sobre la cual forma una pequeña cofia. No existen series de espacios aéreos entre la pared externa y la capa esporógena. Como en todos los musgos, el esporangio contiene clorofila durante su desarrollo.

Andreaea se distingue de los demás musgos por el tipo de dehiscencia de la cápsula (fig. 16-18 A, B). Cuando la cápsula se seca, las células internas de la pared capsular, que tienen la membrana delgada, se contraen, mientras que las células externas, de membrana gruesa, no lo hacen; con ello la longitud de la cápsula se acorta, provocando la abertura de las cuatro (o raramente ocho) fisuras verticales que posee, con lo cual se liberan las

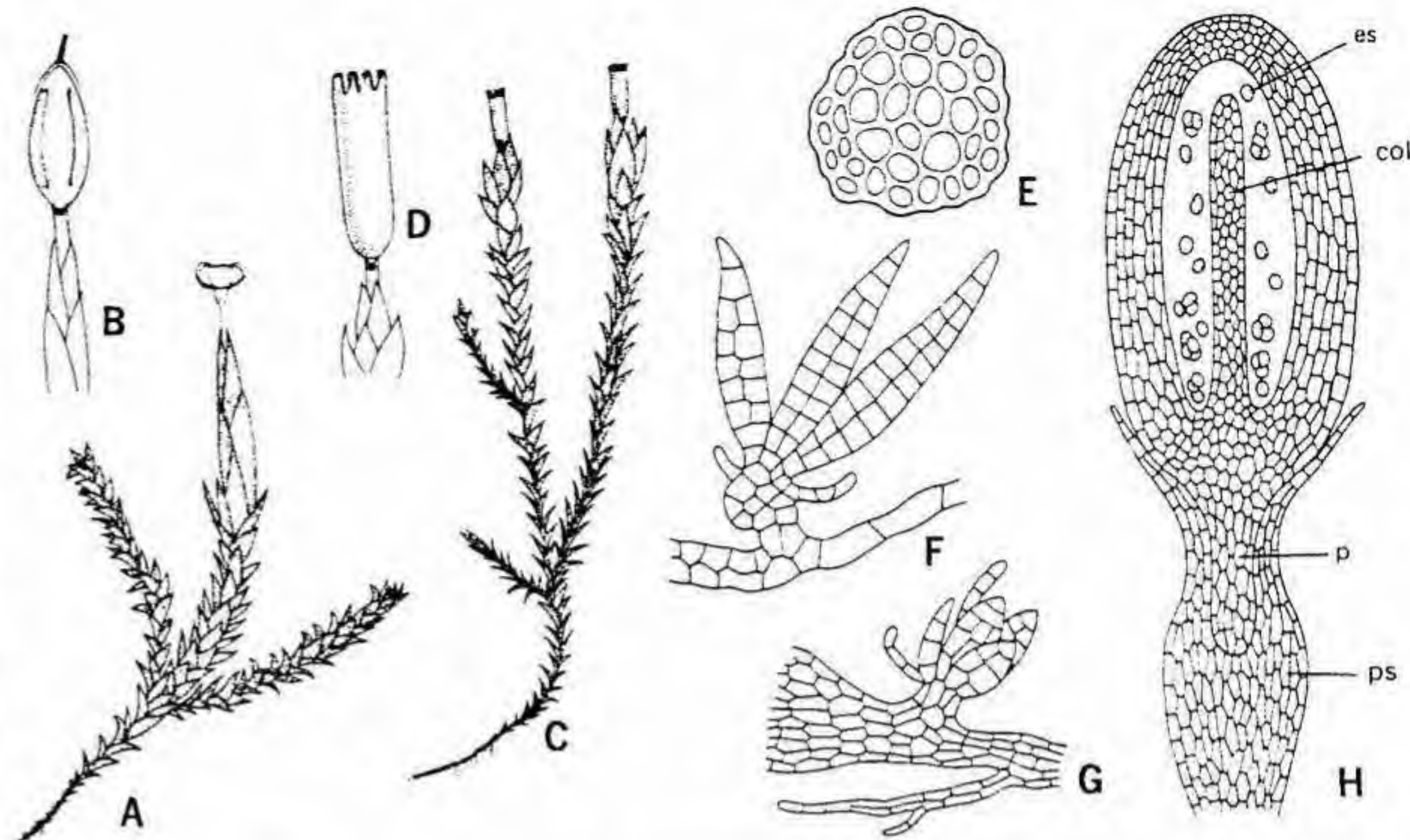


FIGURA 16-18 Morfología y anatomía de la subclase andreeidas: A, aspecto general de *Andreaea rupestris*, con un esporangio dehisciente, x 8; B, esporangio de *A. rupestris* en condiciones húmedas, x 15; C, aspecto general de *Acroschisma wilsoni*, con esporangios abiertos, x 3; D, detalle del esporangio de *A. wilsoni*, mostrando las divisiones de la boca de la cápsula que recuerdan dientes peristomáticos, x 8; E, corte transversal del caudex de *Andreaea rupestris*, mostrando su estructura con células no diferenciadas, x 135; F, fragmento del protonema laciniado de *Andreaea*, con lacinias frondiformes, x 130; G, fragmento del protonema de *Andreaea*, con un brote joven provisto de hojitas, x 130; H, corte longitudinal de un esporangio de *Andreaea*, x 130. col, columela; p, pie; ps, pseudopodio; es, espora. (C, D, según Brothier; F, G, según Ruhland en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 10, pag. 16, fig. 10 O, 11 A, 108 A, D, 1924.)

esporas. El aumento de la humedad cierra la cápsula. En el género *Acroschisma* la cápsula se abre por medio de cuatro u ocho dientes irregulares situados en el ápice de la misma. En todas las andreeidas falta el opérculo (fig. 16-18 D).

INTERRELACIONES. Aunque parece tratarse de una línea de evolución independiente que no muestra interrelaciones claras con ningún otro grupo de musgos, en muchos aspectos la subclase andreeidas se sitúa entre las esfagnidas y las demás clases de musgos. El protonema taloso y la presencia de pseudopodio son características comunes con las esfagnidas, pero la afinidad más íntima de las andreeidas, en cuanto a la morfología y al tipo de desarrollo existe con las demás subclases. En las andreeidas la capa esporógena deriva de las capas externas del endotecio, como en todos los musgos exceptuando los esfagnos. Otras características comunes con otros musgos pero no con *Sphagnum* son: el tamaño de los anteridios, la persistencia de los rizoides y la estructura general del tallito.

SUBCLASE TETRAFIDAS

Esta subclase comprende dos géneros: *Tetraphis* y *Tetradontium*, los dos distribuidos básicamente por la zona templada norte. *Tetradontium* se encuentra también en Nueva Zelanda. *Tetraphis*, representado por dos especies, crece principalmente en los bosques de coníferas, en donde se encuentra particularmente bien desarrollado sobre los troncos húmedos en putrefacción. *Tetradontium* se encuentra limitado a las rocas silíceas, principalmente bajo salientes rocosos húmedos y sombreados (fig. 16-19).

EL GAMETOFITO. Al germinar, la espora produce un protonema normal que origina lóbulos frondiformes uniestratificados de una manera muy parecida al caso de *Andreaea* (fig. 16-19 D). Estas estructuras taloides suelen dar por gemación una rama cerca de la base, produciendo un gametófito folioso normal. En *Tetraphis*, los lóbulos frondiformes suelen desaparecer una vez ha aparecido el

gametófito folioso. En *Tetradontium*, el gametófito folioso queda muy reducido y los lóbulos fondiformes persisten y constituyen la mayor parte de la superficie fotosintetizadora. Los gametófitos foliosos, erectos, forman tapices densamente apretados en *Tetraphis*, mientras que en *Tetradontium* se presentan dispersos sobre la superficie de la roca. Los gametófitos quedan fijos al sustrato por medio de los rizoides.

Las hojitas, de ovadas a lanceoladas, están dispuestas en espiral en de tres a cinco filas (fig. 16-19 A). Las hojitas son uniestratificadas excepto en el nervio, que se extiende hasta la proximidad del ápice foliar. Las células foliares son parenquimáticas, hexagonales y lisas.

Las plantas son bisexuales, y los órganos sexuales son los típicos de los musgos. Entre los brotes sexuales se encuentran algunos brotes propagulíferos (fig. 16-19 A), que se parecen en todo a los demás excepto en que varias hojitas mayores situadas en el ápice del brote propagulífero forman un receptáculo provisto de propágulos pedunculados (fig. 16-19 B). Básicamente, los propágulos son paráfisis bastante especializadas provistas de una parte apical lenticular. Se desprenden fácilmente y germinan para producir nuevos protonemas que acaban originando los lóbulos fondiformes y los gametófitos foliosos.

Los tallitos presentan una ligera diferenciación interna (fig. 16-19 C). Las células externas son de membrana gruesa, y existe una capa interna de células parenquimáticas que forma un eje central. Con frecuencia se encuentra también un filamento central constituido por células de membrana gruesa.

EL ESPOROFITO. El esporangio, corto y cilíndrico, está sostenido por una seta alargada, que puede ser papilosa o lisa. En *Tetraphis pellucida* y en *Tetradontium*, la seta es erecta, pero la de *Tetraphis geniculata* está acodada en ángulo de forma muy aparente, un carácter raro en los musgos. En todas las especies, la caliptra es plisada y acampañada y recubre la mayor parte de la cápsula (fig. 16-19 A). El opérculo es cónico y uniestratificado, con una estructura parecida a la de la pared externa de la pared capsular, de la cual deriva. Dicha pared capsular rodea directamente la región esporógena y tiene de tres a cuatro células de espesor, y las células externas son más gruesas que las internas. No se encuentran estomas. Al igual que en *Andreaea*, no existe espacio aéreo entre la pared capsular y la capa esporógena (fig. 16-19 F).

El peristoma está constituido por cuatro dien-

tes persistentes pluricelulares (fig. 16-19 E), que proceden de las capas celulares internas del anitecio y se encuentran implantados bajo la boca de la cápsula. Estos dientes no son higroscópicos, y las esporas salen al exterior al moverse la cápsula, que en general está muy elevada por encima del gametófito folioso. La columela de las tetráfidas se extiende hasta la base de los macizos dientes del peristoma, de modo que la capa esporógena forma un cilindro alrededor de la columela.

INTERRELACIONES. Las tetráfidas presentan relaciones con las andreeidas a través de *Acroschisma*, basadas en la similitud superficial del peristoma. Los lóbulos frondiformes del protonema nos recuerdan también los de las andreeidas. Otros musgos que poseen tales lóbulos son *Diphyscium* en las buxbaumiidas y *Dedipodium*, en las bríidas. En todas las subclases fuera de las andreeidas y de las esfágnidas se encuentran las siguientes características comunes: la típica caliptra, el opérculo, el tallito bien diferenciado, el gametófito folioso erecto, y del tipo general de desarrollo de los dientes del peristoma.

Se ha sugerido que un género que crece en el hemisferio meridional, *Calomnion*, está relacionado con las tetráfidas. La disposición de las hojitas y su estructura, la producción de lóbulos frondiformes del protonema y el aspecto general del esporófito son todos muy parecidos a *Tetraphis*, pero *Calomnion* carece de peristoma, y sus auténticas relaciones son inciertas; se le ha colocado en las bríidas.

SUBCLASE POLITRIQUIDAS

Esta subclase, con representantes en todo el mundo es relativamente pequeña, pues posee un solo orden con dos familias. Se reconocen dieciocho géneros que comprenden aproximadamente 370 especies. Se trata de un grupo muy natural, en el cual la morfología y la anatomía tanto del gametófito como del esporófito presentan una uniformidad muy pronunciada. La mayor parte de las especies crecen sobre el suelo. Algunas especies se encuentran en pantanos y zonas encharcadas, y otras están restringidas a los márgenes de las corrientes o a la superficie de las rocas.

EL GAMETOFITO. Los gametófitos de todas las politríquidas empiezan como un protonema pluriramificado y clorofílico típico. En unas pocas especies este protonema es persistente y

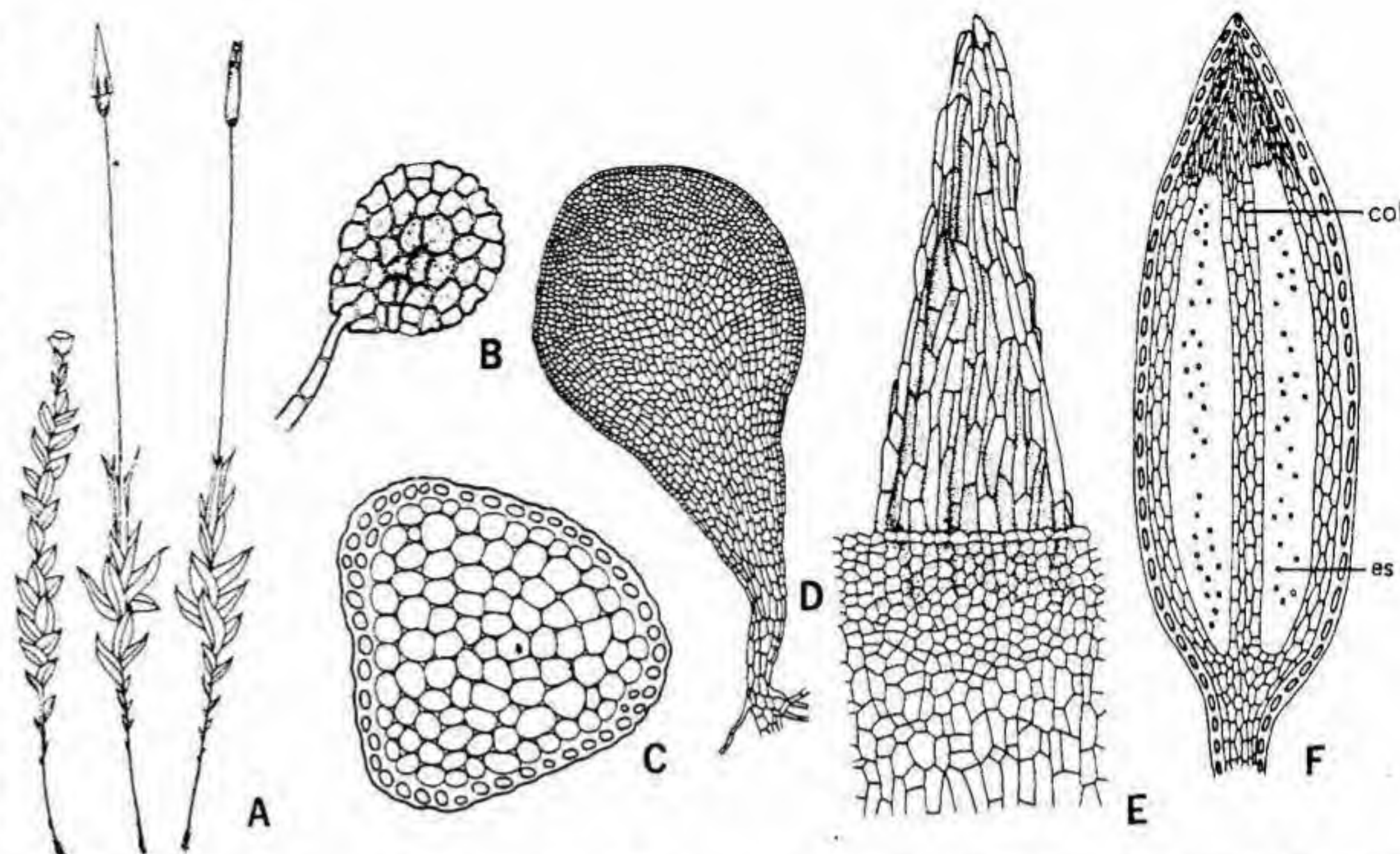


FIGURA 16-19 Morfología y anatomía de la subclase tetráfidas, *Tetraphis pellucida*: A, aspecto general (a la izquierda, planta propagulífera), x 4; B, propágulo lenticular, x 225; C, corte transversal del talo, con poca diferenciación entre las células, x 35; D, lóbulo frondiforme del protonema, x 35; E, diente pluricelular del peristoma, x 150; F, corte longitudinal del esporangio, x 10. col, columela; es, espora. (D, según Ruhland en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 10, pág. 19, fig. 14, 1924).

constituye la superficie fotosintetizadora para el esporófito en crecimiento; en este tipo de especies el gametófito es muy reducido. La mayor parte de los miembros de esta subclase son unisexuales.

Las politríquidas poseen gametófitos erectos, y los esporófitos rematan la rama o ramas principales. Las hojitas están dispuestas en espiral, y en general según cinco filas, aunque en *Bartramia* aparece una disposición de tres filas. Las hojitas suelen ser lanceoladas y siempre provistas de nervio. Normalmente la cara superior del nervio está cubierto por muchas laminillas longitudinales y paralelas (fig. 16-20 F). Tienen una altura de varias células y cada una de ellas es uniestratificada. Las células distales de estas laminillas son con frecuencia distintas estructuralmente de las otras que las componen. En estos géneros las laminillas poseen clorofila, mientras que el resto de la hojita posee células opacas o traslúcidas desprovistas de clorofila. En algunas especies el margen de la lámina se incurva sobre la superficie de las laminillas durante los períodos secos, reduciendo de este modo la pérdida de agua de la hojita. El margen foliar es dentado o entero; en general es uniestratificado y no fuertemente diferenciado de las otras células de

la hojita, pero en algunos pocos casos es biestratificado y las células son distintas de las del resto de la hojita. Las células basales de la hoja son frecuentemente incoloras y rectangulares, mientras que en las células superiores son coloreadas y cuadradas. Con frecuencia la porción inferior de la hojita es más ancha y abraza el tallito, mientras que el resto de la porción estrecha está dispuesto formando un cierto ángulo con el tallito. Estas bases foliares que se recubren mutuamente parecen tener una importancia funcional para proporcionar un transporte capilar al agua utilizada en el crecimiento del musgo.

El tamaño de los gametófitos varía considerablemente. Por ejemplo, en el género *Dawsonia* algunos de ellos alcanzan casi 60 cm de altura (fig. 16-20 I), y algunos especies de *Polytrichum* y de *Pogonatum* alcanzan casi la misma altura. Sin embargo, en otros géneros, el gametófito puede ser menor de 0,5 cm. En la mayor parte de los géneros, el gametófito no está ramificado, pero en algunos (como en *Dendrocladus*) posee varias ramas y tiene el aspecto de una plántula de abeto.

El tallito tiene siempre una consistencia de alambre, debida al gran número de células de pared

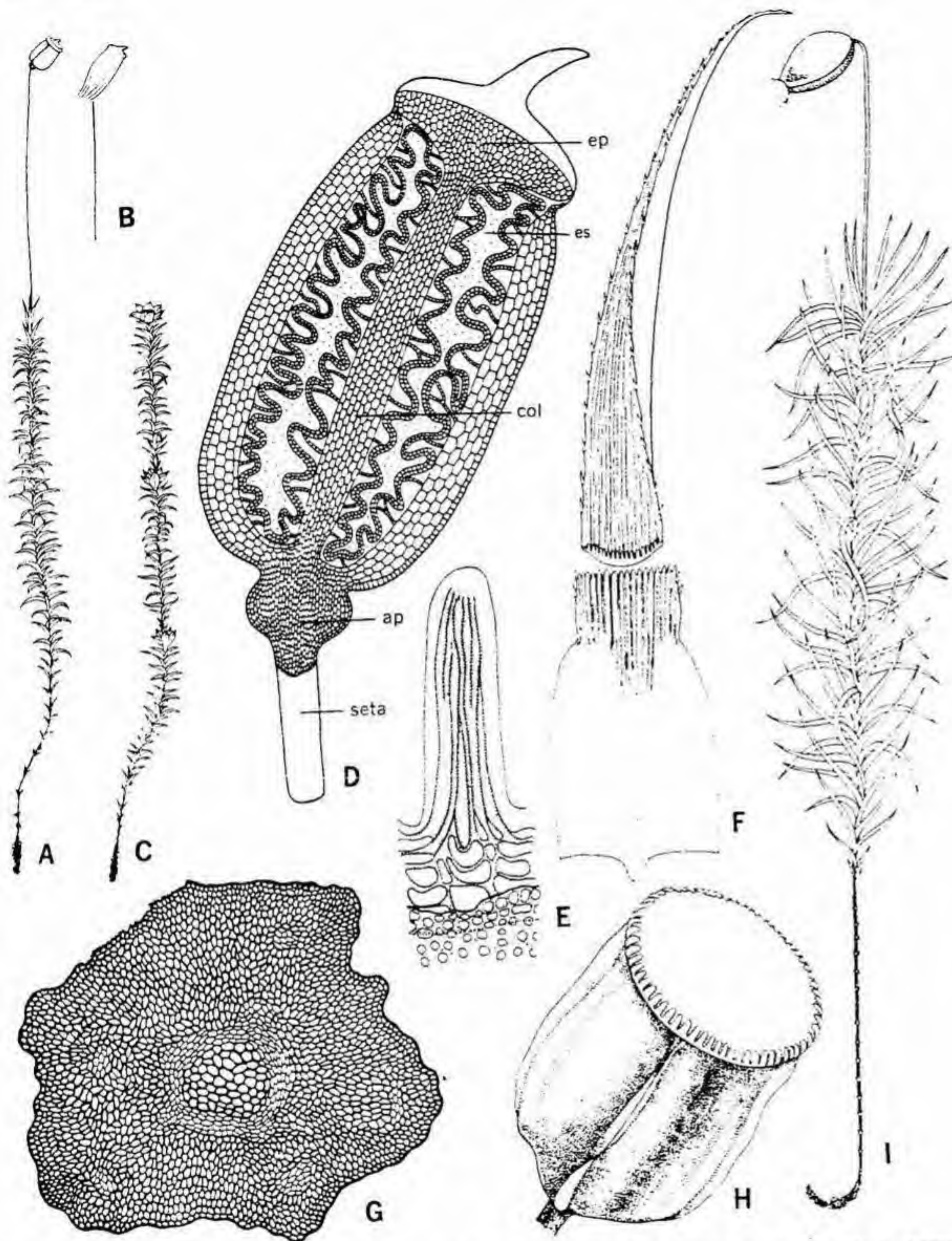


FIGURA 16-20 Morfología y anatomía de la subclase politricoides. A-H, *Polytrichum commune*: A, planta con esporofito, después de haberse desprendido la caliptra, x 1; B, esporangio con la caliptra en su sitio, x 1; C, planta anteridífera, mostrando los perigonios producidos a lo largo de tres años, x 1; D, corte longitudinal de un esporangio (esquemático), x 25; E, diente pluricelular del peristoma, x 75; F, hoja, con las laminillas sobre la superficie superior, x 140; G, corte transversal del caudex, mostrando la diferenciación en zonas histiformes, x 8; H, esporangio, mostrando los dientes del peristoma y del epifragma, x 1; I, aspecto general de *Dawsonia superba*, x 1. ap, apófisis; col, columela; ep, epifragma; seta, seta; es, espóra.

engrosada que se encuentran tanto en el córtex como en el eje central. El tejido del tallito está a veces considerablemente diferenciado. Existen células que superficialmente se parecen a las del xilema y del floema (fig. 16-20 G) y que parecen poseer básicamente una función de soporte, aunque en algunos casos la parte central tiene importancia en el transporte de agua y de sustancias nutritivas. Las células de pared engrosada del nervio foliar establecen continuidad con las células corticales del tallito, que con frecuencia está densamente revestido por rizoides, particularmente hacia la base.

EL ESPOROFITO. La mayoría de los gametofitos producen un esporofito cada uno, pero algunos producen varios a lo largo del año. La seta es erecta, de consistencia de alambre y estructuralmente parecida al tallito. La cápsula, cilíndrica o angulosa, es erecta o ligeramente inclinada y normalmente se encuentra cubierta por una gran caliptra pilosa (fig. 16-20 A, B, H). La pared de la cápsula es pluriestratificada y con frecuencia presenta algunos estomas. Entre la pared del esporangio y la capa esporógena cilíndrica se encuentra siempre una serie cilíndrica de espacios aéreos. La capa esporógena rodea la columela y, en algunos casos, existe aún otra serie de espacios aéreos que separa la capa esporógena de la columela (fig. 16-20 D). En la mayoría de los géneros, la parte apical de la columela se extiende para formar un tejido, el epifragma, que cierra la boca de la cápsula. Sólo quedan espacios entre los dientes del peristoma, y a través de ellos salen al exterior las diminutas esporas. Las esporas de esta subclase se encuentran entre las más pequeñas de los musgos, miden generalmente menos de 15 micras y son muy numerosas: miles por cápsula.

En la cápsula de la mayoría de las politricoides se encuentra una sola fila de dientes peristomáticos, cortos y pluricelulares (fig. 16-20 E, H), normalmente 32, 64, o raramente 16, según el género. Sin embargo, en *Dawsonia* se encuentran varias filas irregulares de dientes peristomáticos muy largos que forman un mechón retorcido. En este género falta el epifragma. *Lyellia* y *Bartramopsis* carecen de dientes peristomáticos, pero poseen epifragma.

INTERRELACIONES. A pesar del gametofito bastante complejo, las politricoides exhiben un cierto número de características, especialmente microscópicas, muy primitivas. Así, los macizos dientes del peristoma, el tipo de disposición de las hojitas y el gran número de esporas producidas, se consideran todos ellos caracteres primitivos.

Las politricoides están probablemente relacionadas con las buxbaumíidas, a través del género *Dawsonia*. En este género, la naturaleza de la cápsula y el complejo peristoma nos recuerda algunas características de las buxbaumíidas. Esta subclase ha existido por lo menos desde el Eoceno, y su amplia distribución actual en una gran diversidad de hábitats y de climas parece indicar que es probable que persista por espacio de algunos milenios.

IMPORTANCIA ECONOMICA. El género *Polytrichum* ha sido empleado para rellenar colchones y almohadas. Linneo lo recomendaba basándose en que los colchones rellenos con estos musgos ¡no albergaban nunca pulgas ni enfermedades infecciosas! *Polytrichum* se ha empleado también para confeccionar escobas, y en ruinas romanas de Gran Bretaña se descubrió un cesto inacabado tejido con tallitos de *Polytrichum*.

SUBCLASE BUXBAUMIIDAS

Es esta una subclase constituida por pequeñas plantas, que comprende predominantemente géneros del hemisferio norte. Se han reconocido 3 géneros y aproximadamente 25 especies. Estas especies crecen en el suelo, sobre madera en descomposición, humus o rocas ácidas.

EL GAMETOFITO. El gametofito de *Buxbaumia* es el más sencillo conocido entre los musgos. Las plantas portadoras de anteridios están constituidas por un protonema filamentosso limitado, que posee varias yemas anteridiales microscópicas. Cada anteridio está rodeado por una expansión fotosintetizadora en forma de concha de molusco de una de las ramas del protonema (fig. 16-21 C, D). El anteridio es globuloso, como los de las esfagníidas y cada uno de ellos está sostenido por un pedúnculo. Las plantas femeninas tienen un protonema más extenso. Cada planta posee varias hojitas incolores, que pueden ser ciliadas en el margen (fig. 16-21 B). Cada una de estas plantas posee uno o dos arquegonios. En los órganos sexuales no se encuentran paráfisis. En *Diphyscium* y en *Theriotia* el gametofito es pequeño (fig. 16-21 F). Normalmente las hojitas son nerviadas y de color verde oscuro, con frecuencia pluriestratificadas y papilosas. Las hojitas periqueciales están frecuentemente rematadas por una prolongación del nervio. En *Theriotia* existe una especialización de las células en las hojitas, de modo que la mayoría de las células son hialinas, y el resto forma filas bien diferenciadas de células

con cloroplastos. En *Diphyscium*, el protonema posee lóbulos en cierto modo parecidos a los de andreeidas y tetráfidas (fig. 16-21 H).

EL ESPOROFITO. La cápsula de *Buxbaumia* se encuentra en el extremo de una seta papilosa (fig. 16-21 A). El conjunto del esporófito puede alcanzar hasta 3 cm de altura. Tanto en *Diphyscium* como en *Theriotia* la cápsula no tiene prácticamente seta y está rodeada por hojas periqueciales alargadas (fig. 16-21 F). La cápsula de todos los géneros es oblicua, aplastada en la cara superior y atenuada en un corto opérculo cónico. Una pequeña calíptra recubre el opérculo. Cuando es joven el esporófito es fotosintetizador. Naturalmente, en *Buxbaumia*, es el esporófito el que debe sintetizar la mayoría de los alimentos. En este género el protonema produce una tuberosidad rica en proteínas y en lípidos que probablemente alimenta el joven embrión hasta que se desarrolla suficientemente como para sustentarse a sí mismo.

La cápsula posee una pared de tres células de grosor, y en su base se encuentran estomas. Estos estomas pueden ser superficiales o inmersos. Debajo de la pared de la cápsula existen filamentos con cloroplastos que atraviesan una extensa zona de espacios aéreos. El saco esporífero constituye un cilindro que rodea la columela. Como en la mayoría de los musgos, la columela está constituida por células parenquimáticas y termina bajo el opérculo (fig. 16-21 E).

El peristoma está formado por varias capas de células, como en las tetráfidas, pero existe un cierto número de filas de dientes bien diferenciados: cada fila formada por paredes celulares engrosadas y fragmentarias, como en las briidas. El peristoma interno es un cono hialino y plisado, abierto en el ápice (fig. 16-21 G). Los dientes del peristoma interno se disponen en varias filas, o faltan, o son muy rudimentarios. Cuando se encuentran presentes, los dientes son opacos y oscuramente articulados, recordando los de las briidas. Si todos los dientes están dispuestos en una fila existen 16: una característica que recuerda también la mayoría de las briidas.

INTERRELACIONES. Por el desarrollo del peristoma, las buxbaumiidas se parecen tanto a las tetráfidas como a las politríquidas, pero la verdadera estructura de los dientes del peristoma se parece de modo palmario a la de las briidas. Las buxbaumiidas tienen un esporófito relativamente bien desarrollado y una considerable variabilidad

en la estructura del gametófito, lo cual hace pensar en un vestigio reducido de una línea de evolución.

SUBCLASE BRIIDAS

Esta subclase contiene la mayoría de los musgos. En ella existen 12 órdenes, por lo menos 75 familias, 650 géneros y aproximadamente 13 700 especies. La mayoría de las especies están poco estudiadas, y pocos géneros están bien conocidos. Incluso las líneas generales de evolución son poco claras, y una inadecuada información ha producido una cierta falta de uniformidad en la clasificación general. Aunque el conocimiento general de las briidas de la región templada es razonablemente completo, el de los taxones tropicales es incompleto. El estudio morfológico detallado se ha limitado a muy pocas especies.

Debido a su gran diversidad las especies de briidas se encuentran prácticamente en cualquier parte en donde puedan crecer plantas. Algunas especies pueden tolerar períodos prolongados de desecación mientras que otras son acuáticas, pero la mayoría de las especies crecen bien en medios con humedad elevada. Muchas especies tienen exigencias estrictas en cuanto al sustrato: algunas se encuentran solamente sobre roca caliza, estiércol, corteza de árboles con una textura determinada o incluso sobre las hojas de árboles tropicales.

EL GAMETOFITO. La variedad morfológica de los gametófitos de las briidas está íntimamente relacionada con el tipo de diversidad existente entre los esporófitos (fig. 16-22). En consecuencia, las características de los gametófitos pueden ser empleadas para distinguir los diversos tipos de briidas. En la mayoría de las briidas el gametófito aparece sobre un protonema verde, filamentososo y pluriramificado que produce propágulos: los propágulos se diferencian a su vez para producir gametófitos foliosos. Los miembros de las dicnemonáceas, una familia del hemisferio sur, poseen esporas que germinan precozmente en el interior de la cápsula; la "espora" pluricelular así originada produce a la vez rizoides y una yema apical que acaba formando la base del gametófito folioso (fig. 16-28 I). El protonema de unas pocas briidas produce propágulos de morfología característica para cada especie (fig. 16-4). Raramente se forman lóbulos frondiformes sobre el protonema (por ejemplo en *Dedipodium griffithianum*). En *Schistostega* y en *Mittenia*, ambos géneros

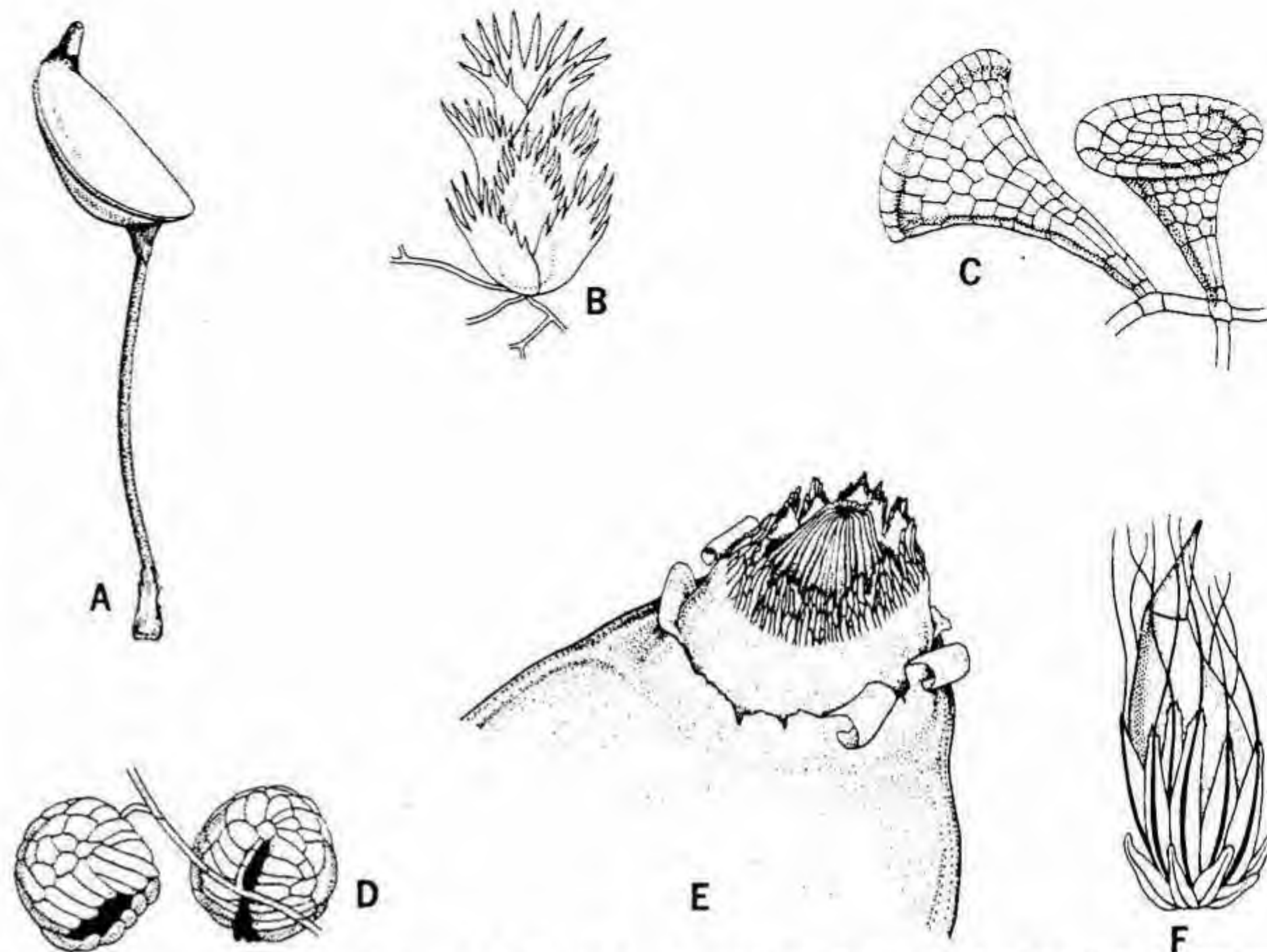


FIGURA 16-21 Morfología y anatomía de la subclase buxbaumiidas. A, B, D, E, *Buxbaumia aphylla*. A, aspecto general, x 7; B, gametófito con un solo arquegonio, x 45; D, aspecto externo de "ramitas" anteridiales, x 225; E, ápice de la cápsula mostrando el peristoma (obsérvese el peristoma externo pluricelular y el cono plisado o peristoma interno), x 13,5. C, F, *Diphyscium foliosum*. C, expansiones del protonema, x 25; F, aspecto general de un gametófito portador de un esporangio, x 8. (D, según Goebel, *Organographie der Pflanzen*, con permiso de G. Fischer, Jena; C, según Ruhland en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 10, pág. 21, fig. 18 A, 1924.)

propios de hábitats sombríos, el protonema posee ramas con células en forma de lente, altamente refringentes. Este protonema produce al reflejar la luz, un brillo verde amarillento particular.

Un cierto número de briidas posee un gametófito folioso muy reducido. Este es el caso de *Diselium*, en donde el protonema forma una red verde sobre la tierra húmeda. Este musgo, al igual que otros también dotados de un protonema bien desarrollado, lo conserva hasta que el esporófito ha alcanzado la madurez. El protonema es con frecuencia perenne, pero en la mayoría de los musgos desaparece poco tiempo después de la aparición del gametófito folioso. Cuando la humedad es suficiente, casi cualquier célula en división activa de un gametófito folioso es capaz de formar un protonema, el cual se diferencia a su vez para formar propágulos como un protonema originado a partir de una espora.

Por su forma general, las briidas pueden ser acrocárpicas o pleurocárpicas. Se admite que las briidas más primitivas son las acrocárpicas; las más evolucionadas son altamente complejas, muy ramificadas y pleurocárpicas. Los musgos acrocárpicos tienen el gametófito folioso erecto, y el esporófito producido durante el año en curso está rematado por el brote principal o por una rama principal (fig. 16-22 I, J). Los musgos acrocárpicos forman en general alfombras o almohadillas integradas por brotes erectos. Los musgos pleurocárpicos son rastreros y muy ramificados (fig. 16-22 A, C, H); el esporófito producido durante el último año está sostenido por una ramita lateral especial. Existen rizoides basales que fijan los musgos acrocárpicos al sustrato, y otros rizoides que, con frecuencia, fijan la parte del tallito rastrero de los musgos pleurocárpicos al sustrato.

Las hojitas de la mayoría de los musgos

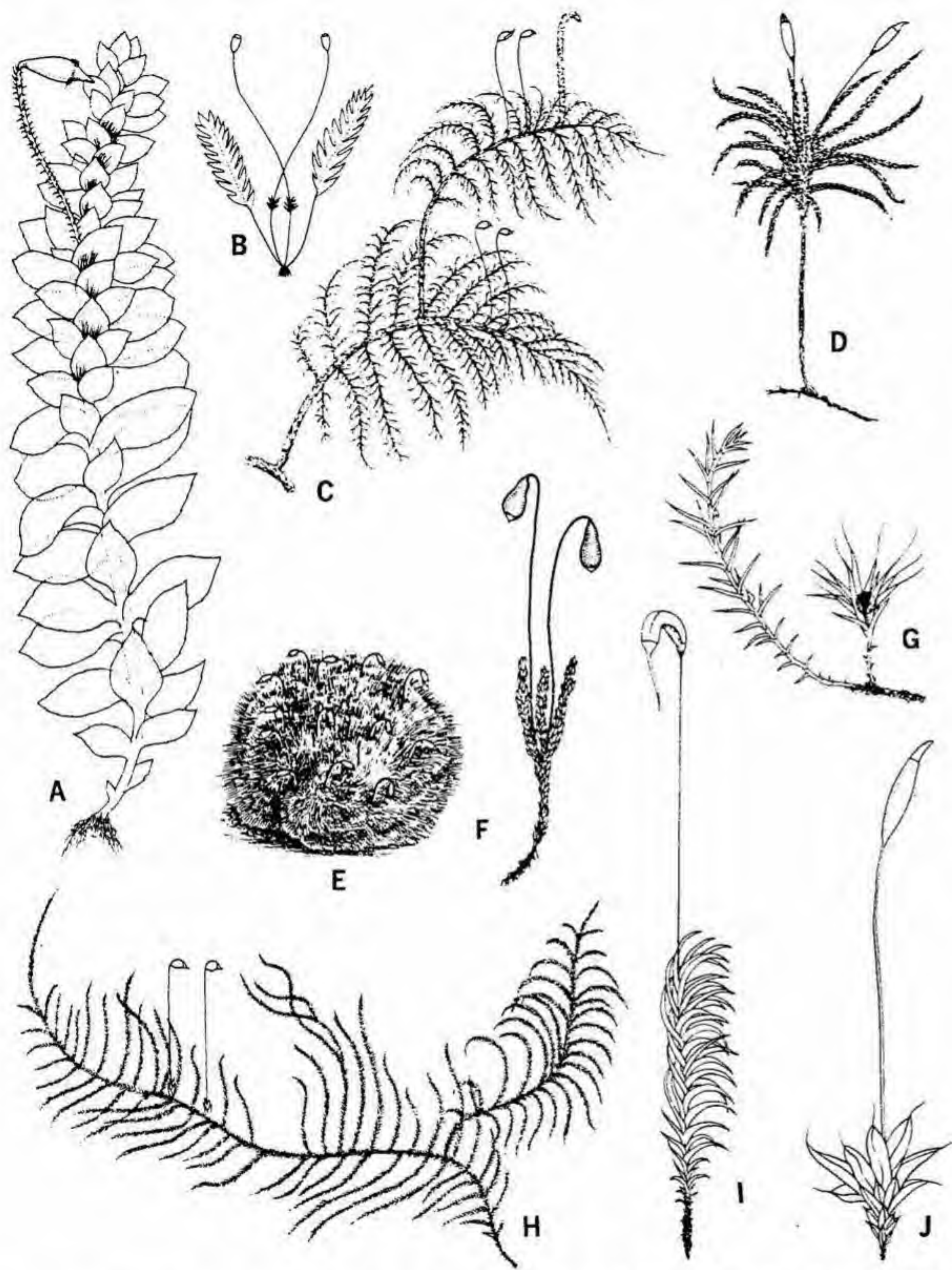


FIGURA 16-22 Diversos tipos de gametófitos y de esporófitos de la subclase bríidas: A, *Elleophora remotifolia* (obsérvense las hojitas parecidas a anfigastros que se encuentran bajo las normales), x 4; B, *Schistostegia pennata*, x 6; C, *Hylacomium splendens*, x 1; D, *Climacium dendroides*, x 1; E, *Grimmia pulvinata*, x 1; F, *Bryum*, sp., x 1; G, *Archidium alternifolium*, x 6; H, *Eurhynchium oregonum*, x 2; I, *Dicranum scoparium*, x 1; J, *Tortula muralis*, x 2. (A, según Goebel, con permiso de G. Fischer.)

acrocárpicos son morfológicamente semejantes. La disposición de dichas hojitas es en general radial, pero en un cierto número de casos el gametófito presenta simetría bilateral, al igual que algunas hepáticas foliosas. En la mayoría de las bríidas las hojitas periqueciales se diferencian hasta cierto punto de las demás hojitas.

En muchos musgos pleurocárpicos las hojitas del tallito principal son distintas de las de las ramificaciones. Diversos musgos pleurocárpicos (como en las hipoterigiáceas) tienen hojitas laterales y hojitas parecidas a anfigastros que recuerdan a los de muchas hepáticas foliosas (fig. 16-22 A). Pero la estructura general de las hojitas, al igual que las características del esporófito, distinguen fácilmente a estos musgos de las hepáticas.

Las células de las hojitas de las bríidas presentan una considerable variación en cuanto a tamaño y estructura. Las células basales se diferencian con frecuencia de las situadas cerca del ápice y pueden ser mayores o menores que las del centro de la hoja. Pueden existir células limitadas a los ángulos basales (región alar) de la hoja; estas células suelen ser hinchadas y pigmentadas. Con frecuencia, las células marginales se diferencian claramente en cuanto a su tamaño de las del resto de la hoja. El margen puede variar desde ser complicadamente dentado hasta ser entero. Aunque la mayoría de las bríidas tienen células alargadas, las células cuadradas no son infrecuentes. Las paredes celulares pueden poseer o no punteaduras; pueden ser nodulosas o sinuosas, pero generalmente carecen de estas características. En algunos casos los ángulos de las células están engrosados, pero nunca se encuentran trígonos.

La mayor parte de las bríidas tienen hojitas uniestratificadas. Si la hojita es nerviada —y la mayoría lo son— la región del nervio es pluriestratificada y las células de dicho nervio presentan con frecuencia una distribución característica de grandes células con pared delgada y otras pequeñas con pared engrosada. El nervio tiene probablemente una función estructural; puede ser sencillo y prominente o múltiple y corto. El nervio y el resto de la hoja están en continuidad con la corteza externa del tallito. En unos pocos casos la hojita posee laminillas (por ejemplo en *Pterigoneurum*, de la figura 16-23 E) o una gran masa de filamentos con cloroplasto (por ejemplo en *Aloina*). En un cierto número de bríidas (por ejemplo en las leucobríidas) las células foliares son dimórficas, de un modo parecido al caso de *Sphagnum*. En este tipo de bríidas las células

hialinas grandes son porosas y rodean una capa interna de células clorofilíferas más pequeñas. La papiloidad de las células de las hojitas es con frecuencia compleja, y estas papilas pueden tener una distribución restringida. En algunas especies los extremos de las células se proyectan sobre la superficie de la lámina, a modo de dientes. Los márgenes foliares son biestratificados o incluso pluriestratificados, mientras la mayoría del resto de la hoja es uniestratificada. El margen puede ser **revoluto** (curvado hacia la parte inferior, fig. 16-23 C, G), **involutu** (curvado hacia la cara superior, fig. 16-23 E), o **plano** (fig. 16-23 A, B, D, F, H, J, N). La misma hoja puede ser **ondulada** (fig. 16-23 M) o **plegada** (plisada, fig. 16-23 B). En algunos géneros, las hojitas producen propágulos que en ocasiones forman grupos sobre el ápice de la hoja o sobre el nervio o sobre las células del limbo (fig. 16-4 C, E, F). En varias especies las hojitas son frágiles, y cada fragmento actúa como propágulo vegetativo (fig. 16-4 D).

La anatomía del tallito de las bríidas es igualmente variable. La diferenciación de las células no es nunca tan compleja como en las politríquidas, pero generalmente se diferencian un eje central y una porción cortical. Las células corticales forman de una a varias capas, y son pequeñas y de pared engrosada o grandes y de pared fina. En algunos casos las células corticales son papilosas, pero generalmente son lisas. El eje central está normalmente formado por células parenquimáticas, pero en muchos géneros existe un cordón central de células de pared engrosada. Cuando el tallito es joven el cordón central parece desempeñar un cierto papel conductor; cuando el tallito es viejo el filamento central colabora en la función de soporte y, en unas pocas bríidas, también en la de conducción. Los tallitos jóvenes poseen cloroplastos pero, a medida que el tallito envejece, se pierde su clorofila. En las células del tallito se almacena algo de lípidos y de almidón. Los rizoides, existentes prácticamente en todas las bríidas, pueden llegar a ser muy abundantes en el tallito. Las paredes de los rizoides son generalmente lisas, pero pueden ser también muy papilosas.

El tallito posee algunas veces **parafilos** (fig. 16-24). Son éstos expansiones filamentosas o foliáceas que revisten el tallito entre las hojitas, o están limitadas a las proximidades de la base de éstas. Los parafilos son clorofilíferos y poseen con frecuencia un contorno complicado y un crecimiento limitado. Los parafilos, que se encuentran solamente en musgos pleurocárpicos,

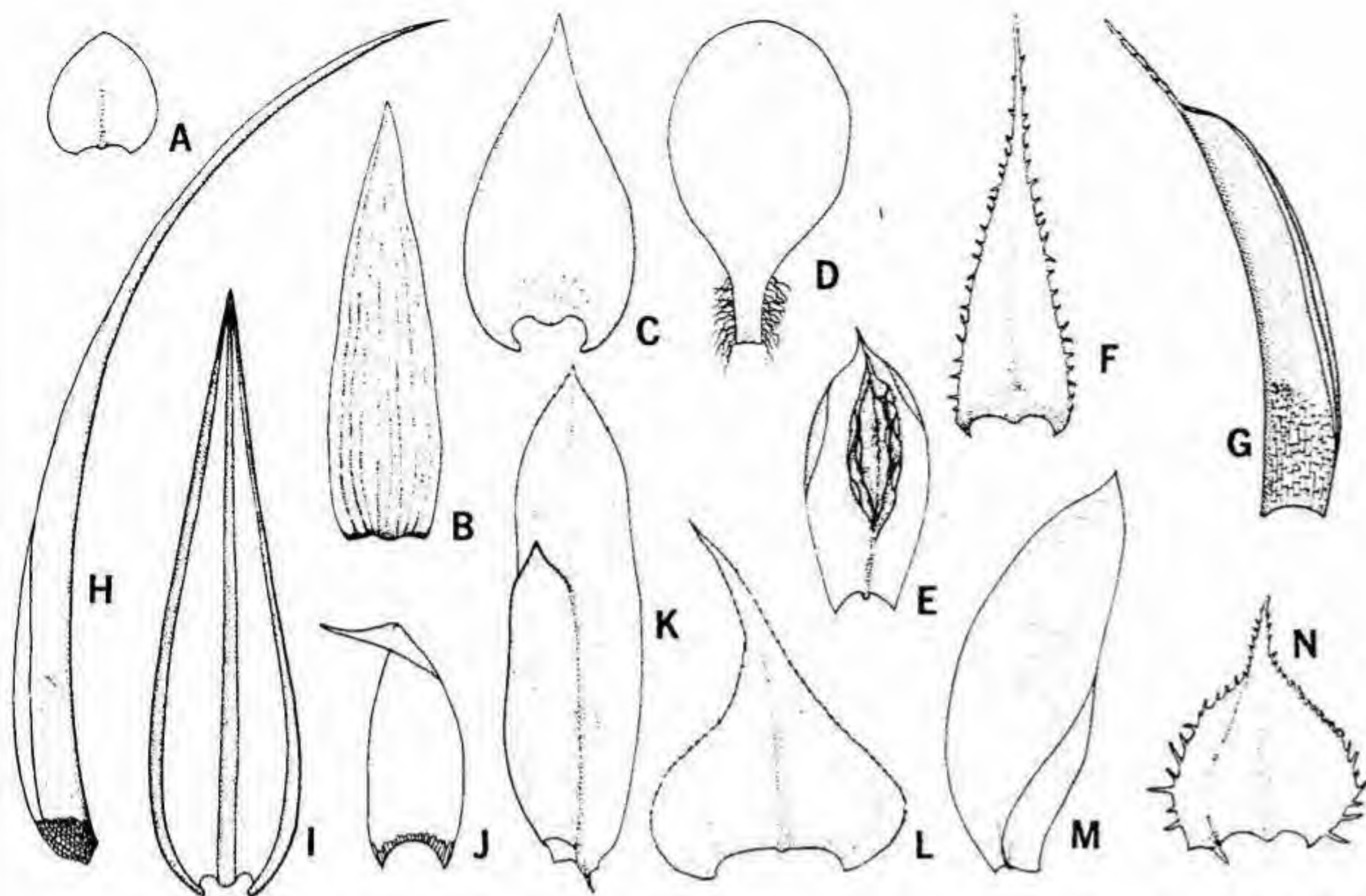


FIGURA 16-23 Diversidad morfológica de las hojas de la subclase bríidas: A, *Hygrohypnum smithii*, x 15; B, *Orthothecium rufescens*, x 25; C, *Antitrichia curtipendula*, x 20; D, *Oedipodium griffithianum*, x 15; E, *Pterigoneurum ovatum*, x 30; F, *Leucolepis menziesii*, hojitas caulidiales, x 25; G, *Tortula ruralis*, x 13; H, *Dicranum scoparium*, x 15; I, *Sciaronium fryei*, x 20; J, *Brotherella roellii*, x 25; K, *Fissidens adianthoides*, x 15; L, *Eurhynchium oreganum*, x 15; M, *Neckera douglasii*, x 25; N, *Thelia hirtella*, x 30.

colaboran probablemente en la conducción capilar de agua.

Los anteridios de las bríidas tienen en general una forma de plátano y están sostenidos por un tallito pluricelular (fig. 16-1 A). Están rodeados por paráfisis clorofilíferas filamentosas. Los arquegonios son los típicos de los briófitos, con frecuencia provistos de un cuello extremadamente largo (fig. 16-1 B, C), y están rodeados por paráfisis. En las especies bisexuales, los órganos reproductores están dispuestos en ramitas separadas dentro del mismo grupo, o algunas mezcladas y otras en ramitas separadas. Muchas bríidas son unisexuales.

EL ESPOROFITO. En las bríidas, la diversidad de los esporófitos sigue un camino paralelo a la variedad de los gametófitos (fig. 16-25). Sin embargo, en algunos géneros se da una gran variación en la estructura del peristoma. Por ejemplo, en *Encalypta* algunas especies poseen un peristoma doble, otras tienen un peristoma simple y otras carecen de peristoma; otras características

morfológicas son relativamente constantes dentro de este género. En algunos órdenes amplios, como en las hipnobriales, los peristomas de todos los géneros son prácticamente idénticos.

En la mayoría de las bríidas, el esporófito está sostenido por una seta. El color y la estructura de dicha seta son muy constantes dentro de la subclase. En general es de color pardorrojizo, pero puede ser amarilla, roja o incolora. Normalmente, de cada periquecio parte una sola seta, pero en algunos géneros pueden salir varios esporófitos. En casos anormales y raros, de un solo arquegonio pueden partir múltiples setas, y sus ápices están todos agrupados bajo una sola caliptra. Todas las setas son clorofilíferas cuando son jóvenes. Anatómicamente la seta es muy parecida al tallito, con la excepción de las células corticales que en general tienen la pared gruesa. En la mayoría de los géneros, la seta es recta, pero en algunos es muy incurvada, de forma que la cápsula queda encerrada entre las hojitas. La orientación de la cápsula es diversa pero relativamente constante dentro de cada género.

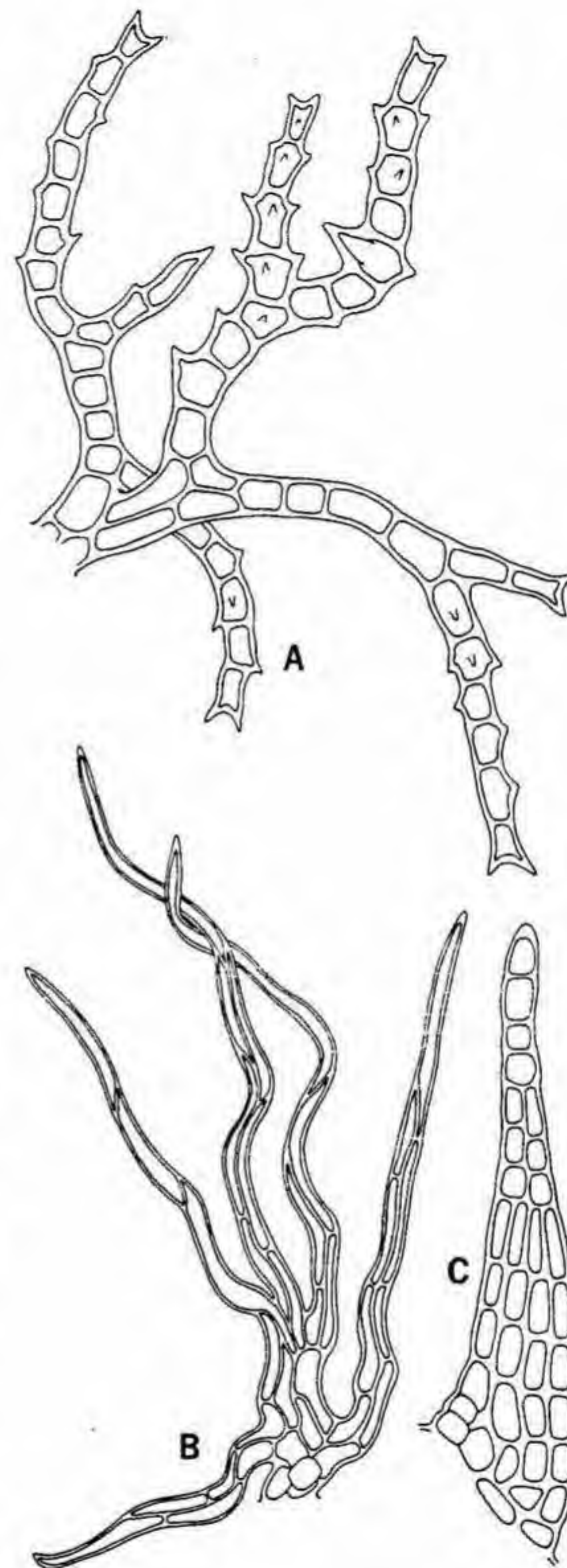


FIGURA 16-24 Diversos tipos de parafilos de la subclase bríidas: A, *Thuidium delicatulum*, x 685; B, *Hylocomium splendens*, 685; C, *Lescurea incurvata*, x 685.

En la mayoría de las bríidas la pared de la cápsula es pluriestratificada y posee estomas (fig. 16-26), que en general se encuentran limitados a la base de la cápsula, cerca de la apófisis. La mayoría de las cápsulas poseen espacios aéreos parecidos a los de las politríquidas, pero en algunos géneros —especialmente en los acuáticos— tales espacios faltan.

La caliptra de las bríidas suele ser lisa, pero puede ser también papilosa o pilosa. Los bordes inferiores de algunas caliptras están provistos de margen desflecado o entero. La orientación de la caliptra es característica de cada género; es posible reconocer algunos géneros sólo con ver la caliptra (fig. 16-25).

Prácticamente todas las bríidas poseen una columela de células parenquimáticas, con una funda de células esporógenas que las rodea. Con frecuencia entre la columela y la capa esporífera se encuentra una serie de espacios aéreos en forma de barril, y otra entre la capa esporífera y la pared de la cápsula.

La mayor parte de bríidas poseen opérculo. Con frecuencia, entre la boca de la cápsula y el opérculo se encuentra una zona anular constituida por células higroscópicas elásticas —el anillo—. Una vez madura la cápsula, este anillo colabora en la separación del opérculo. En general este opérculo es cóncavo y con frecuencia posee un apéndice centrado; o bien, este apéndice puede extenderse formando un largo rostro (fig. 16-25 I); o bien es la totalidad del opérculo la que adquiere forma cónica. Normalmente el opérculo cae libremente, pero en algunas bríidas está soldado con la columela y persiste hasta que la cápsula se descompone (fig. 16-25 B, D). En unas pocas bríidas que no poseen opérculo, las esporas quedan libres por descomposición o por ruptura irregular de la cápsula (fig. 16-22 G).

La mayoría de las bríidas que poseen opérculo tienen también peristoma (fig. 16-27). En las bríidas más primitivas el peristoma es simple y en general está compuesto por 16 ó 32 dientes formados a partir de fragmentos de paredes celulares adyacentes y derivadas de dos capas celulares del anfitecio. Por ello, los dientes del peristoma están constituidos por fragmentos de paredes celulares. Los dientes presentan ornamentaciones variadas y son en general parduscos y opacos. En algunos géneros los dientes son lineares; en otros, cada diente aparece bifurcado; en otros, los dientes aparecen muy perforados. En prácticamente todas las bríidas estos dientes están compuestos por placas transversales. Son

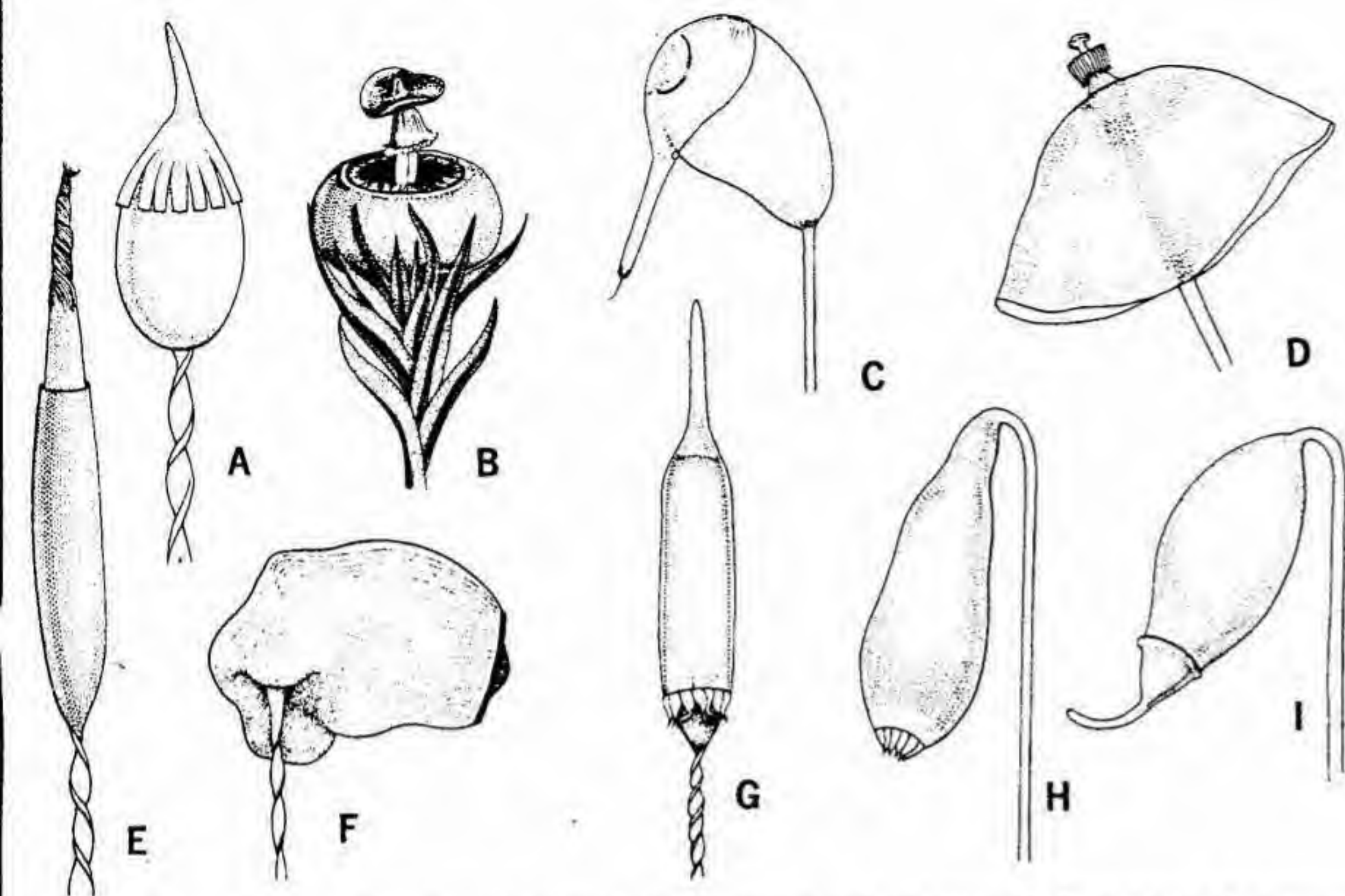


FIGURA 16-25 Diversidad de los esporangios y de las caliptras de la subclase briidas: A, *Rhacomitrium lanuginosum*, con caliptra, X 20; B, *Scouleria aquatica*, durante su dehiscencia, X 10; C, *Funaria hygrometrica*, con caliptra, X 15; D, *Splachnum luteum*, con su hipófisis acrescente (esporangio abierto), X 6; E, *Tortula princeps*, después de la dehiscencia, X 7; F, *Philonitis fontana*, con el opérculo en su sitio, X 8; G, *Encalypta ciliata*, con caliptra, X 10; H, *Leucolepis menziesii*, después de la dehiscencia, X 6; I, *Eurhynchium oregonum*, con opérculo, X 10.

higroscópicos y se incurvan hacia el interior cuando están ligeramente húmedos y se abren hacia el exterior cuando están secos, o invierten este comportamiento en algunos casos. Las irregularidades de su superficie retienen esporas y ayudan a descargarlas fuera de la cápsula. En algunos géneros los dientes del peristoma parten de un manguito basal muy ornamentado, o bien son rudimentarios, o en otros casos faltan. En muchos géneros los dientes se van rompiendo gradualmente a medida que la cápsula envejece.

Muchas briidas, entre las cuales cabe contar los géneros pleurocárpicos, poseen un peristoma doble. El peristoma externo es parecido al que se acaba de describir. El papel del peristoma interno no está bien claro. En general es traslúcido y con frecuencia posee un cilindro basal continuo. Los dientes del peristoma interno no son higroscópicos. Tienden a alternar con los del peristoma externo, y entre los dientes del peristoma interno se encuentran con frecuencia varios filamentos denominados cilios. En algunos casos el peristoma forma una cúpula perforada en la cual los

dientes soportan la estructura cupuliforme (fig. 16-27 H). En algunos pocos géneros (por ejemplo en *Fontinalis*) el peristoma interno es un entrecruzamiento de dientes soldados entre sí que recuerda un encaje (fig. 16-27 C).

Las esporas se forman a partir de las capas externas del endotecio, al igual que en los demás musgos, excepción hecha de las esfágnidas. Las esporas son generalmente todas iguales (**homospóreas**), pero en unos pocos casos son de dos tamaños distintos (**heterospóreas**). En *Macromitrium*, un género tropical, las esporas grandes producen gametófitos femeninos y las pequeñas producen gametófitos masculinos (fig. 16-28 C). Estas esporas se encuentran mezcladas dentro de la misma cápsula. El tamaño y la ornamentación de las esporas varía (fig. 16-28). La mayoría de ellas son esféricas y poseen paredes lisas, pero algunas son reniformes (*Ephemerum*, fig. 16-28 D). En algunos géneros, las esporas germinan precozmente, con lo cual en el momento de dispersarse son pluricelulares (fig. 16-29 I). Las esporas contienen clorofila, lípidos y, generalmente almidón.

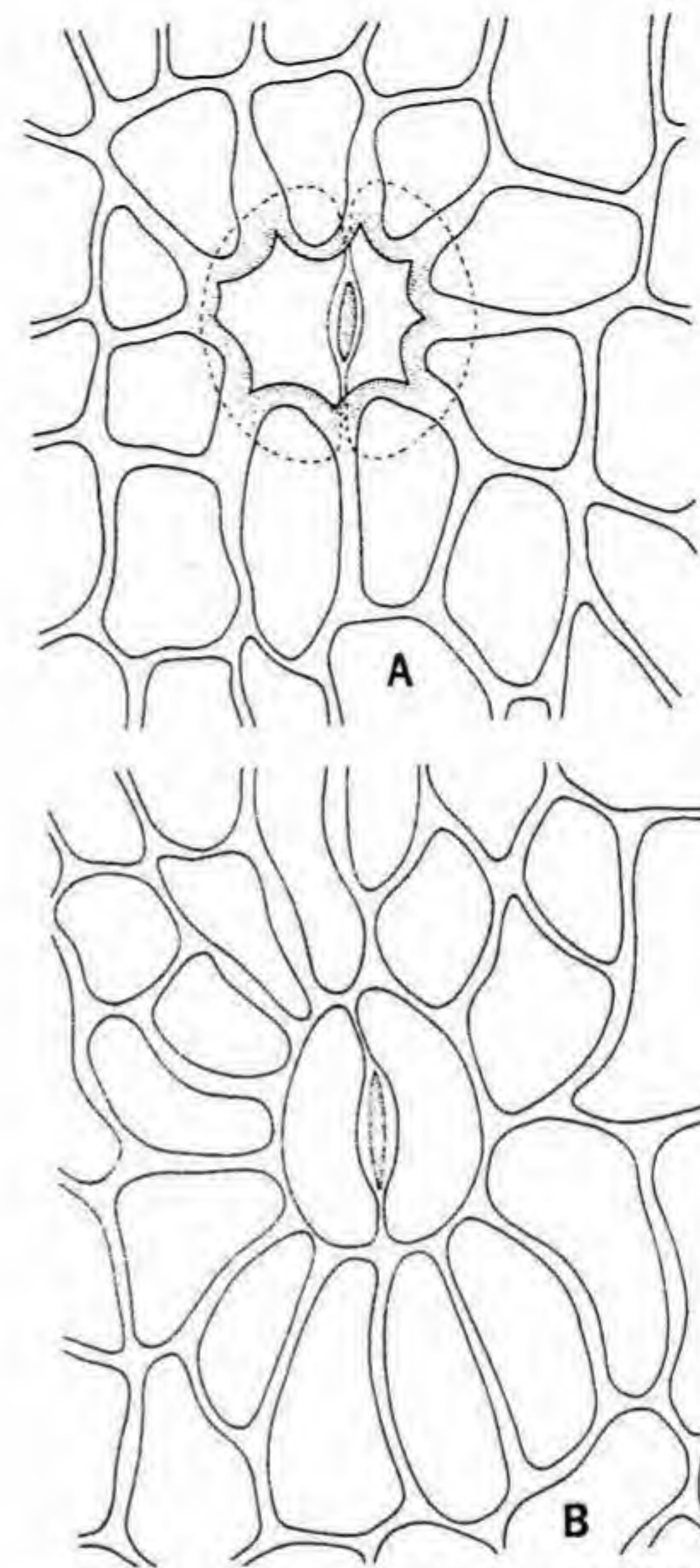


FIGURA 16-26 Estomas de esporangios de la subclase briidas: A, estoma hundido de *Orthotrichum ohioense*, X 540; B, estoma superficial de *Funaria hygrometrica*, X 675.

IMPORTANCIA ECONOMICA. Existen aves y pequeños mamíferos que comen cápsulas de musgos. No se conoce de ninguna briida que sea venenosa, pero su valor alimenticio es más bien bajo, puesto que la mayor parte del tejido está constituido por celulosa indigerible. Las briidas y otros musgos son muy poco susceptibles a la infección por hongos parásitos y al ataque de invertebrados destructores; por ello cabe la posibilidad de que los musgos contengan sustancias antibióticas. Se ha podido demostrar en ellos la presencia de algunas sustancias de este tipo, pero

no es seguro si han sido producidas por el musgo o por bacterias y hongos contaminantes. Las briidas pueden utilizarse para empleos de poca importancia, como material para embalaje, para confeccionar guirnaldas decorativas, en decoración de sombreros y también como relleno de colchones. Un cierto número de briidas pueden crecer como malas hierbas en los céspedes y jardines de rocalla; otras son útiles como plantas de recubrimiento de jardines (especialmente en Japón). Los antiguos griegos creían que algunos musgos provocaban el sueño, y de este modo el género *Hypnum* ha recibido su nombre de la misma raíz de la palabra hipnotismo.

INTERRELACIONES. Es con las buxbaumíidas con las que las briidas están probablemente más íntimamente relacionadas, puesto que tienen en común con ellas la estructura general del peristoma. Asimismo existe también el mismo parecido a nivel de gametófito. Pero está lejos de quedar aclarado si estas similitudes son resultado de una evolución paralela de dos líneas distintas.

Igualmente vagas son las líneas de evolución dentro de las briidas. Parece probable que las especies acrocárpicas con peristoma simple de 16 dientes sean las más primitivas, y las especies pleurocárpicas con peristoma doble sean las más evolucionadas. En el grupo de los acrocárpicos encontramos la estructura gametofítica más sencilla. Al pasar el número de dientes de 16 a 32, la estructura y ornamentación de dichos dientes es más compleja y la disposición y ornamentación de las células foliares aparece diversificada. Sin embargo, dentro de estos géneros acrocárpicos, la estructura de algunos miembros aparece muy reducida. Por ejemplo, en *Archidium* el gametófito y el esporófito son casi microscópicos. Las hojitas son sencillas y todas sus células son prácticamente iguales. La cápsula carece tanto de opérculo como de columela; el tamaño de las esporas es grande (tratándose de un musgo) y su número es bajo (fig. 16-28 A). En algunas familias de musgos acrocárpicos, como en las briáceas, el esporófito es bastante complejo, con un peristoma doble y dientes complejamente ornamentados. En esta misma familia, la estructura de los gametófitos es notablemente sencilla.

En las briidas pleurocárpicas encontramos líneas evolutivas parecidas, aunque la máxima diversidad en este caso corresponde a la estructura del gametófito. En estas briidas es difícil delimitar algunos géneros y familias y también la comprensión de las líneas evolutivas.

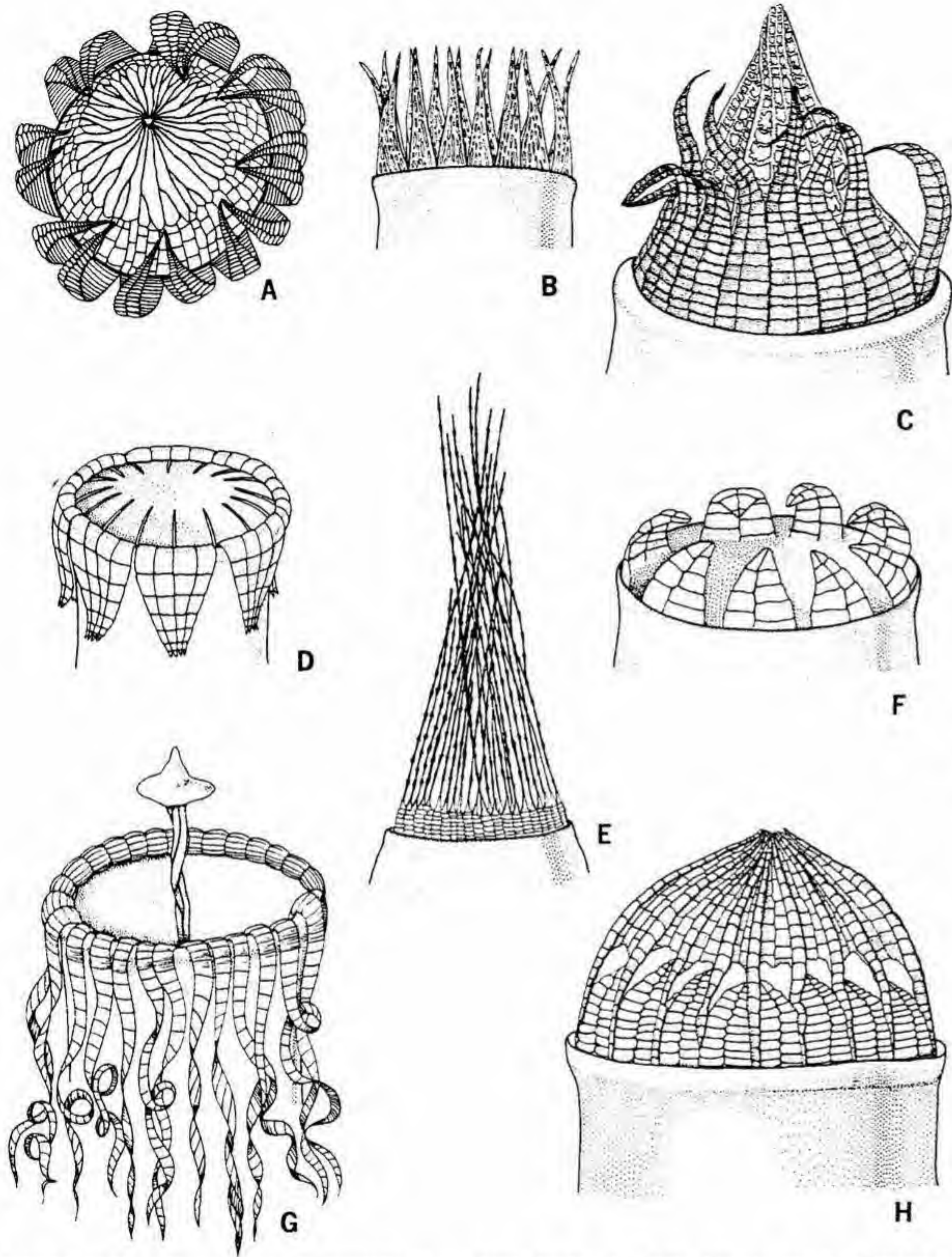


FIGURA 16-27 Diversos tipos de peristoma de la subclase bríidas: A, *Timmia bavarica*, con el endostoma y el exostoma, x 35; B, *Coscinodon cribrus*, x 50; C, *Fontinalis antipyretica*, x 30; D, *Ulota megalospora*, mostrando el endostoma y el exostoma, x 50; E, *Rhacomitrium canescens*, x 35; F, *Octoblepharum albidum*, x 50; G, *Tayloria splachnoides*, x 50; H, *Cinclidium stygium*, x 50. (A, según Lazarenko, con permiso de *The Bryologist*; G, H, según Schimper.)

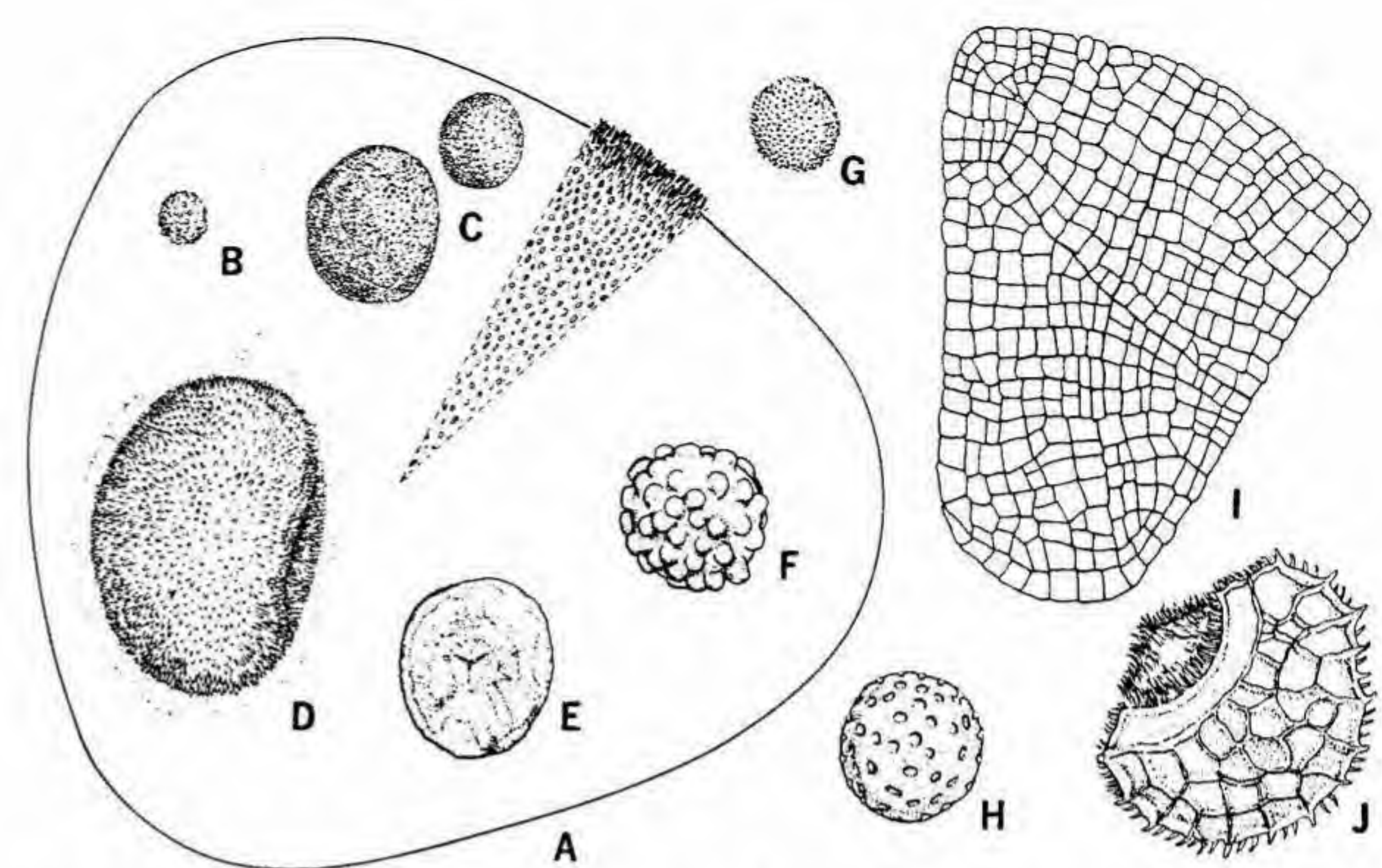


FIGURA 16-28 Variabilidad en tamaño y en morfología de las esporas de la subclase bríidas, x 350: A, *Archidium alternifolium*, con la silueta de la espota, que indica su tamaño, y un sector que nos muestra su ornamentación; B, *Ulota megalospora*; C, *Macromitrium comatum*, mostrando su heterosporia; D, *Ephemerum minutissimum*; E, *Encalypta ciliata*; F, *Encalypta rhabdocarpa*; G, *Octoblepharum albidum*; H, *Bruchia brevifolia*; I, *Dicnemon calycinum*, espota pluricelular; J, *Bruchia drummondii*.

BRIOFITOS FOSILES

Los briófitos han dejado pocos fósiles debido a su simplicidad, delicadeza y pequeñez. Para lograr una determinación competente, el paleobriólogo requiere material bien conservado en el que queden registrados detalles de las células del gametófito y el esporófito lo más completo posible. Tales condiciones se encuentran raramente en los fósiles de que se dispone. Sin embargo, hasta hace relativamente poco incluso los pocos pequeños fragmentos que han quedado habían sido con frecuencia dejados de lado, pero los trabajos de Neuberg ponen de manifiesto lo que puede lograrse cuando un fósil se estudia cuidadosamente.

En rocas del Precámbrico y Cámbrico de la región báltica se han encontrado esporas atribuidas a plantas terrestres. No es seguro si algunas de ellas pertenecen a briófitos. En la misma zona geográfica se han observado esporas que se supone pertenecen a briófitos. El primer fósil de briófito indudable, del Devónico superior, fue el gametófito de una hepática talosa probablemente

relacionada con las metzgeriales. También en el Carbonífero superior se han encontrado posteriormente hepáticas fósiles. Y también en este caso parecen ofrecer afinidades con las metzgeriales. Sin embargo, algunas son superficialmente foliosas, recordando en cierto modo a las *Fossombronia* y *Treubia* de la flora actual. Uno de los fósiles hallados es parecido a un género actual de marcancial, *Riccardia*. Está en discusión un fósil atribuido a los musgos, con posibles relaciones con las politríquidas.

El notable descubrimiento debido a Neuberg de improntas de musgos en rocas del Pérmico constituye un hito fundamental en la botánica. Esta autora describió 13 especies de musgos con claras afinidades con las bríidas; pero en algunos representantes se observan claras interrelaciones con las esfagnídeas (fig. 16-29 A-D). Ninguna de ellas puede incluirse en ningún género actual, pero sus implicaciones filogenéticas, especialmente en relación con las esfagnídeas, son particularmente significativas, puesto que se conoce una hepática del Pérmico con afinidades con las marcanciales.

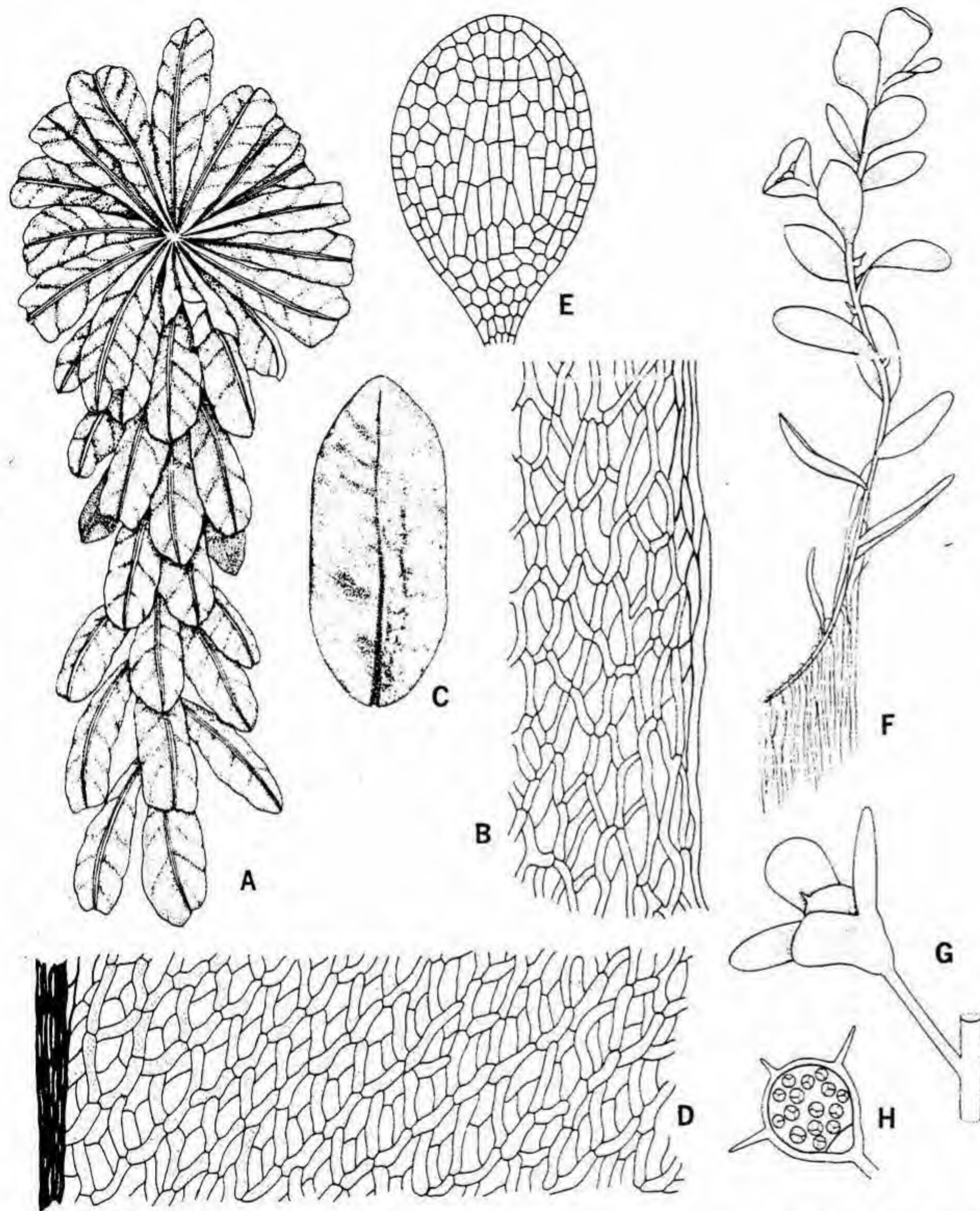


FIGURA 16-29 Briófitos fósiles: A, reconstrucción de *Vortmannularia plicata*, musgo del Pérmico, x 2; B, detalle de las células de la hoja de *V. plicata*, mostrando las células hialinas y las células clorofilíferas, así como el margen de la hoja, x 100; C, hoja de *Protosphagnum nervatum*, un musgo del Pérmico, x 8; D, detalle de las células de una hoja de *P. nervatum*, mostrando las células clorofilíferas y las hialinas, x 100; E, hoja de *Naiadita lanceolata*, una hepática del Triásico, x 50; F, reconstrucción de *N. lanceolata*, x 6; G, esporangio de *N. lanceolata*, x 10; H, corte longitudinal de un esporangio de *N. lanceolata*, con tétrades de esporas en su interior, x 8. (A-D, según Neuberg; E-H, según Harris, con permiso del British Museum (Historia Natural) y de *Annales Bryologici*.)

Igualmente limitado es el número de fósiles de briófitos del Mesozoico. Entre los escasos restos de hepáticas, uno de ellos se supone relacionado con las marcanciales; otro está emparentado con las metzgeriales; un tercero corresponde de modo evidente a las jungermanniales. Algunas otras hepáticas fósiles son talosas, pero su estructura es demasiado vaga para suministrar indicaciones acerca de sus interrelaciones.

La hepática del Triásico más significativa, cuidadosamente estudiada por Harris, es *Naiadita*, que parece estar relacionada con el género *Riella*, de las esferocarpales (fig. 16-29 E-H). Se trata de la única hepática fósil descrita hasta la fecha con esporangios unidos a ella. La presencia de propágulos, de rizoides, de arquegonios y de hojitas bien conservadas permitió a Harris reconstruir este briófito (fig. 16-29 F). Al parecer era de vida acuática, al igual que *Riella*, un factor que probablemente favoreció su fosilización. Existen pocos datos acerca de musgos del Triásico, con excepción de unas pocas especies probablemente pertenecientes a las bríidas.

En el Jurásico el registro fósil de hepáticas talosas mejora, con fósiles atribuidos a las metzgeriales, al igual que otras especies talosas de afinidad desconocida. *Sphagnum*, conocido en

este período especialmente a través de sus esporas, continúa estando representado con frecuencia hasta la actualidad. Los fósiles de briófitos del Cretácico son pocos. Un pequeño fragmento de musgo de relaciones inciertas y unos pocos trocitos de hepáticas talosas y foliosas constituyen todos los restos. Diversos materiales fragmentarios indican la presencia de *Sphagnum*. Se observa un gran aumento en los fósiles del Cenozoico, y muchos de ellos pueden ser comparados con géneros o familias actuales. Unos pocos de estos géneros son especies epifíticas conservadas dentro del ámbar del Báltico. De los fósiles del Cuaternario, los géneros mejor representados son los que actualmente son comunes en el medio acuático. A partir de los musgos fósiles del Cuaternario ha sido posible reconstruir la historia florística de algunas regiones, especialmente de Europa, pero es muy pequeña la representación de hepáticas en el registro fósil del Cuaternario.

La naturaleza fragmentaria de los fósiles y del registro fósil hace imposible utilizarlo en la filogenia interpretativa. Los descubrimientos más significativos han sido los musgos del Pérmico y el género *Naiadita* del Triásico; muy complejos para interpretar con razonable fiabilidad su posición filogenética.

BIBLIOGRAFIA

- Allen, C. E., "The Genetics of Bryophytes, II". *Bot. Rev.*, 11: 260-287 (1945).
- Bauer, L., "On the Physiology of Sporogonium Differentiation in Mosses". *J. Linn. Soc. Bot.*, 58: 343-351 (1962).
- Blomquist, H. L., "Peat Mosses of the Southeastern States". *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 54: 1-21 (1938).
- Bopp, M., "Morphogenese der Laubmoose". *Biol. Rev.*, 36: 237-280 (1961).
- "Development of the Protonema and Bud Formation in Mosses". *J. Linn. Soc. Bot.*, 58: 305-309 (1962).
- Bowen, E. J., "The Mechanism of Water Conduction in the Musci Considered in Relation to Habitat". *Ann. Bot.*, 47: 401-422; 635-661; 889-912 (1933).
- Bower, F. O., *Primitive Land Plants*. Londres: Macmillan & Co. Ltd. (1935).
- Braithwaite, R., *The Sphagnaceae or Peat Mosses of Europe and North America*. Londres: David Bogue (1880).
- Brotherus, V. F., *Musci (Laubmoose)*. En Engler, A., y Prantl, K., *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2.^a ed. Vols. 10 y 11. Leipzig: W. Engelmann (1924-1925).
- Campbell, D. H., *The Structure and Development of Mosses and Ferns*. Londres: Macmillan & Co. Ltd. (1895).

- Cavers, F., "The Inter-relationships of the Bryophyta". *New Phytologist*, 9: 81-112; 158-186; 193-234; 269-304; 341-353 (1910); 10: 1-46 (1911).
- Conard, H. S., *How to Know the Mosses and Liverworts*. Mt. Pleasant, Iowa: H. E. Jacques (1956).
- Dixon, H. N. y Jameson, H. G., *The Student's Handbook of British Mosses*, 3.^a ed. Eastbourne: V. V. Sumfield (1924).
- Fleischer, M., "Natürlichen System der Laubmoose". *Hedwigia*, 61: 390-400 (1920).
- Frye, T. C. y Clark, L., *Hepaticae of North America*. Seattle, Wash.: University of Washington Press (1937-1947).
- Fulford, M., "Recent Interpretations of the Relationships of the Hepaticae". *Bot. Rev.*, 14: 127-173 (1948).
- Gimingham, C. H. y Robinson, E. T., "Preliminary Investigations on the Structure of Bryophytic Communities". *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1: 330-334 (1950).
- Goebel, K., *Organographie der Pflanzen*. Parte 2: *Bryophyten-Pteridophyten*. Jena: G. Fischer (1930).
- Grout, A. J., *Mosses with a Hand-lens and Microscope*. Nueva York: Mt. Pleasant Press (1903-1908).
- *Moss Flora of North America, North of Mexico*. 3 vols. Newfane, Vt.: Editado por el autor (1928-1940).
- *Mosses with a Hand-lens*, 4.^a ed. Newfane, Vt.: Editado por el autor (1947).
- Harris, T. M., "Naiadita, a Fossil Bryophyte with Reproductive Organs". *Ann. Bryol.*, 12: 57-70 (1939).
- Haskell, G., "Some Evolutionary Problems Concerning the Bryophyta". *Bryologist*, 52: 49-57 (1949).
- Hattori, S. y Mizutani, M., "What Is *Takakia lepidozoides*?" *J. Hattori Bot. Lab.*, 20: 295-303 (1958).
- Herzog T., *Geographie der Moose*. Jena: G. Fischer (1926).
- Keever, C., Oosting, H. J. y Anderson, L. E., "Plant Succession on Exposed Granite of Rocky Face Mountain, Alexander County, North Carolina". *Bull. Torr. Bot. Cl.*, 78: 402-421 (1951).
- Lewis, K. R., "The Genetics of Bryophytes". *Trans. British Bryol. Soc.*, 4: 111-130 (1961).
- Lorch, W., *Anatomie der Laubmoose*. En Linsbauer, *Handbuch der Pflanzen-anatomie*, 7 (Lieferung 28) Berlín: Gebrüder Borntraeger (1931).
- Marchal, L. y Marchal, M., "Aposporie et Sexualité chez les Mousses". *Bull. Acad. Roy. Belgique. Cl. Sci.*, 750-776 (1911).
- Neuberg, M. F., "Permian True Mosses of Angaraland". *J. Palaeontol. Soc. India.*, 3: 22-29 (1958).
- Parihar, N. S., *An Introduction to the Embryophyta, I: Bryophyta*, 3.^a ed. Allahabad, India: Central Book Depot (1961).
- Proskauer, J., "Studies in the Anthocerotales, VI". *Phytomorphology*, 10: 1-19 (1960).
- Reimers, H., *Bryophyta: Moose*. In Engler, A., *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 12.^a ed. Vol. 1. Berlín: Gebrüder Borntraeger (1954).
- Richards, P. W., *A Book of Mosses*. Londres: Penguin Books Ltd. (1950).
- "Bryophyta". En Turrill, W. B. (Ed.), *Vistas in Botany*. Londres: Pergamon Press Ltd. (1959). Págs. 387-420.
- Savicz-Ljubitzkaja, L. I. y Abramov, I. I., "The Geological Annals of Bryophyta". *Rev. Bryol. Lichen.*, 28: 330-342 (1959).
- Schuster, R. M., "Boreal Hepaticae, a Manual of Liverworts of Minnesota and Adjacent Regions". *Amer. Midl. Nat.*, 49: 257-684 (1953).
- "Annotated Key to the Orders, Families and Genera of Hepaticae of America North of Mexico". *Bryologist*, 61: 1-66 (1958).
- Smith, G. M., *Cryptogamic Botany*. Vol. 2: *Bryophytes and Pteridophytes*, 2.^a ed. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1955).
- Steere, W. C., "Cenozoic and Mesozoic Bryophytes of North America". *Amer. Midl. Nat.*, 36: 298-324 (1946).
- "A Consideration of the Concept of Genus in Musci". *Bryologist*, 50: 247-258 (1947).
- "Bryology". En *A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853-1953*, San Francisco: California Academy of Sciences (1955). Págs. 267-299.
- Thieret, J. W., "Bryophytes as Economic Plants". *Econ. Bot.*, 10: 75-91 (1955).
- Verdoorn, F. (Ed.), *Manual of Bryology*. The Hague: Martinus Nijhoff (1932).
- Watson, E. V., *The Structure and Life of Bryophytes*. Londres: Hutchinson University Library (1964).

PLANTAS VASCULARES

PLANTAS VASCULARES

El resto de los capítulos describe diez grupos de plantas vasculares. Hasta hace relativamente poco, las plantas vasculares se acostumbraban a clasificar dentro de la división traqueófitos, a causa de la creencia de que los elementos conductores del xilema y del floema atestiguaban la existencia de una relación íntima. Pero en la última década se han reconocido entre algunos grupos de plantas vasculares, otras diferencias morfológicas y anatómicas que indican que las relaciones son más remotas. Las investigaciones paleobotánicas ponen de manifiesto que muchos de los grupos modernos corresponden ya a líneas separadas desde los tiempos geológicos más antiguos en los que encontramos un registro claro de plantas vasculares. Por ello, parece justificado un sistema de clasificación como el de Bold (1957) que coloca grupos de plantas vasculares muy poco relacionados entre sí en divisiones distintas.

ORIGEN Y EXTENSION EN EL TIEMPO

Se han citado descubrimientos recientes de esporas fósiles como prueba de que ya en tiempos del Cámbrico existían plantas vasculares, hace unos 550 000 000 de años (véase en la fig. 28-2 la escala geológica del tiempo), y se han citado varias veces hallazgos de esporas en el Precámbrico de Rusia. Sin embargo, si tenemos en cuenta que las esporas de algunos briófitos son parecidas a las de ciertas plantas vasculares, no se ha demostrado de forma

concluyente que estas esporas tan primitivas provengan exclusivamente de plantas vasculares. No obstante, tales hallazgos nos hablan de la presencia en tiempos muy antiguos de plantas ancestrales pertenecientes a las líneas evolutivas de los briófitos o de las plantas vasculares.

El primer documento fósil de una estructura macroscópica perteneciente a una planta superior es un fragmento de un eje caulóide, con apéndices foliáceos dispuestos sobre él en espiral. Este fósil, *Aldanophyton*, apareció en estratos del Cámbrico medio de Rusia. Aunque se parece al talo de un licopodio (véase cap. 19), no ha podido encontrarse en él ningún resto fósil de estructuras internas ni reproductoras, por lo que se desconocen sus exactas relaciones con grupos fósiles o actuales. En realidad, se ha señalado la posibilidad de que *Aldanophyton* corresponda al resto de algún organismo distinto de una planta vascular.

En las rocas más antiguas del Devónico, las plantas vasculares están bien documentadas por restos de tallos, raíces y estructuras reproductoras. Durante aquel período de tiempo, las líneas de evolución correspondientes a licopodios, artrófitos y psilófitos estaban ya definitivamente establecidas. A finales del Devónico ya habían aparecido los helechos y las gimnospermas, y existían ya los antecesores de todos los grupos actuales de plantas vasculares, con la excepción de los antófitos. (Los antófitos empiezan a aparecer en el registro fósil a principios del Cretácico, pero es posible que hayan tenido una evolución anterior más larga.) Durante el largo intervalo de tiempo transcurrido desde el Devónico hasta la actualidad, muchos taxones se extinguieron, mientras otros originaban nuevas corrientes de evolución. Así, las plantas vasculares actuales son el resultado final de un período de evolución muy prolongado que se inició a lo más tarde en el Silúrico, para durar hasta la actualidad. Una antigüedad de más de 400 000 000 de años.

Muchos paleobotánicos se están dedicando activamente al complejo e interesante problema del origen de las primeras plantas vasculares. Sin embargo, el registro fósil de que se dispone en la actualidad no nos permite suponer todavía los antecesores probables de las plantas vasculares; se ha dedicado un gran volumen de especulación a los grupos de plantas actuales que podrían haber sido los antecesores de las primeras plantas vasculares.

De acuerdo con las dos teorías principales, las plantas vasculares habrían evolucionado a par-

tir: 1) de las algas, muy probablemente de antecesores de los clorófitos y en particular de las ulotricales (véase cap. 15); o bien 2) de antecesores pertenecientes a los briófitos, probablemente a partir de *Anthoceros* o de plantas muy próximas (véase cap. 16). Ambas teorías se basan sobre el supuesto de que, durante la evolución, la diferenciación del xilema y del floema tuvo lugar en las células de la región central del eje. En el caso de las algas, se ha propuesto la idea de que, a lo largo de la evolución, ciertos antecesores algales de las plantas vasculares se adaptaron a resistir períodos de desecación progresivamente mayores, lo que les condujo a la larga a evolucionar hacia formas capaces de mantenerse vivas fuera del agua durante todo su ciclo vital. A partir de *Anthoceros*, la principal innovación parece haber sido la evolución de xilema y de floema a partir de células conductoras centrales. Las demás características propias de las plantas vasculares —a saber, estomas, cutícula y esporangios— se encuentran ya en el esporófito de los *Anthoceros* actuales. La opinión aceptada de forma general es que tanto los briófitos como las plantas vasculares evolucionaron partiendo de precursores pertenecientes a las algas. Sin embargo, falta el detalle de los escalones de esta progresión, con lo que el problema continúa siendo altamente especulativo.

CARACTERÍSTICAS PECULIARES DE LAS PLANTAS VASCULARES

Las únicas características exclusivas de las plantas vasculares son la presencia de xilema y de floema, pero otras características están generalizadas a la casi totalidad de las plantas vasculares: una cubierta externa cerosa impermeable, la cutícula (también existente en algunos briófitos); la diferenciación en tallo verdadero, hojas y casi siempre raíces; una alternancia de generaciones bien delimitada; con el esporófito independiente y de estructura más complicada que el gametófito; y una elevada relación de volumen a superficie de la planta.

La cutícula, el tejido vascular y una elevada relación volumen/superficie favorecen la supervivencia fuera del agua, particularmente en hábitats carentes de agua superficial libre. La aparición de la cutícula permite la conservación del agua en un medio aéreo, y en el mismo sentido actúa la elevada relación de volumen a superficie. La

especialización de las células del xilema permite una conducción adecuada de agua desde el suelo a las partes aéreas de la planta, lo cual es especialmente indispensable en las matas perennes y en los árboles que se elevan a decenas de metros por encima del suelo.

En general, el registro fósil respalda la hipótesis de que la evolución de las plantas vasculares primitivas se orientó desde plantas acuáticas herbáceas hasta formas terrestres leñosas. Casi la totalidad de las plantas vasculares del Devónico inferior eran pequeñas y al parecer no lignificadas. En el Devónico medio y superior se hicieron más frecuentes las formas mayores y lignificadas, y en el período pensilvaniense abundaban ya las plantas arborescentes. Es probable que durante este mismo período las plantas vasculares fueran invadiendo regiones progresivamente más elevadas de la superficie emergida, quedando así cada vez más alejadas de los hábitats acuáticos a medida que iban apareciendo por evolución estructuras más complejas para adquirir y retener el agua.

VARIACION DE LA MORFOLOGIA Y DISTRIBUCION

Casi todas las plantas vasculares poseen raíces, tallos y hojas. Las únicas excepciones importantes corresponden a los psilófitos. En *Psilotum* y en *Tmesipteris*, existe un rizoma portador de rizoides, y *Psilotum* posee expansiones escuamiformes que algunos interpretan como hojas verdaderas. En otras plantas vasculares, uno o más de entre los sistemas básicos orgánicos se encuentra algunas veces ampliamente reducido. Por ejemplo, las hojas de *Equisetum* son escuamiformes y las de la mayoría de los cactus se hallan reducidas a espinas. Los tallos de *Welwitschia* y de diente de león son también muy cortos, difícilmente individualizables como estrechas regiones situadas entre las raíces y las hojas.

Las plantas vasculares varían desde la diminuta *Wolffia*, cuyo tamaño va de 0,7 a 1,5 mm, hasta *Sequoiadendron* (un gran árbol de California) que alcanza más de 90 m de altura y más de 10 m de diámetro en la base. Las plantas vasculares comprenden representantes acuáticos, como *Elodea*, hierbas terrestres como las gramíneas y compuestas, arbustos leñosos y árboles predominantemente lignificados. En general, la estructura

está relacionada con la relación entre el tejido secundario y el primario, originados en la planta. Cuanto mayor es la abundancia del tejido secundario, más lignificada es la planta. La mayor parte de la resistencia mecánica de la planta es debida a las paredes lignificadas del xilema secundario, del esclerénquima y de la peridermis, todos ellos tejidos secundarios, especialmente bien desarrollados en los arbustos y en los árboles.

Las plantas vasculares gozan de una amplia distribución geográfica. Su máxima abundancia, tanto en especies como en individuos, corresponde a la zona intertropical, y disminuye progresivamente hacia latitudes más altas. En el hemisferio Norte, se conocen plantas vasculares hasta Groenlandia, a 83° N, y en la cadena del Himalaya, a alturas de 6 000 metros. Las plantas vasculares viven en prácticamente todos los tipos de hábitat, exceptuando los desiertos de condiciones extremas y las regiones cubiertas permanentemente de nieve y hielo. En su mayoría son fundamentalmente terrestres, aunque algunas viven en las aguas dulces y un número aún menor en medios salobres o marinos. Algunas especies presentan amplias tolerancias ecológicas, mientras que otras se ven limitadas a condiciones muy peculiares.

IMPORTANCIA ECONOMICA

Las plantas vasculares desempeñan un papel extremadamente importante en nuestra economía, en especial como fuente de alimentos para el hombre y otros animales y para el suministro de materiales de construcción. Indirectamente, las plantas vasculares tienen importancia en la conservación del equilibrio natural. Entre otros empleos de no tanta importancia cabe destacar: industrias textiles (algodón); farmacéuticas (atropina, digital y otras), y horticultura (jardinería, plantas ornamentales, flores, jardines botánicos). Las coníferas suministran la mayor parte de la madera, pulpa celulósica, papel y materiales para industria naval; diversas especies están siendo extensamente cultivadas fuera de sus regiones de origen para lograr la producción de dichas materias. Las fanerógamas son las principales productoras de alimentos, productos farmacéuticos y plantas ornamentales, y forman sin duda el grupo de plantas más importante para el hombre.

BIBLIOGRAFIA

- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961).
- Bold, H. C., *Morphology of Plants*. Nueva York: Harper & Row, editores (1957). Págs. 319-602.
- Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press (1935).
- ✓ Delevoryas, T., *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Nueva York: Holt, Rinehard and Winston, Inc. (1962).
- Eames, A. J., *Morphology of Vascular Plants*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc (1936).
- Emberger, L., *Les Végétaux Vasculaires*. En Chadeffaud, M. y Emberger, L., *Traité de Botanique (Systématique)*. Vol. II. París: Masson et Cie (1960).
- ✓ Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959).
- Kräusel, R., *Versunkene Floren: Eine Einführung in die Paläobotanik*. Frankfurt: W. Kramer (1950).
- Manton, I., *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*. Cambridge: Cambridge University Press (1950).
- Sporne, K. R., *The Morphology of Pteridophytes*. Londres: Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd. (1962).
- ✓ Zimmermann, W., *Die Phylogenie der Pflanzen*, 2.^a ed. Stuttgart: G. Fischer (1959).

DIVISIÓN PSILÓFITOS

Dentro de la división de los *psilopsidos* están las psilotales, representadas únicamente por plantas actuales, y las psilofitales, conocidas únicamente en forma fósil. Alrededor de 400 000 000 de años separan la aparición de estos dos órdenes y, basándose en ello, algunos botánicos afirman que difícilmente pueden estar íntimamente relacionados. Sin embargo, entre las plantas de ambos órdenes existen parecidos morfológicos y anatómicos muy grandes. Así, es conveniente incluir ambos órdenes en la misma división, con la reserva de que es posible que las plantas de los dos taxones no estén relacionadas filogenéticamente.

ORDEN PSILOFITALES. Las plantas de este orden se conocen sólo del período devónico. Eran componentes importantes de la flora del Devónico inferior y medio en varios continentes, y en particular en América del Norte, Europa y Asia septentrional. Según los datos de que se dispone, los psilófitos se extinguieron a finales del Devónico medio o a principios del Devónico superior. Hasta años recientes, se consideraba que los psilófitos eran los representantes más sencillos y más primitivos de todas las plantas vasculares y que correspondían a grupo ancestral, a partir del cual habían originado por evolución los demás grupos de plantas vasculares. Sin embargo, en la actualidad, un número progresivamente mayor de pruebas nos indican que los representantes más antiguos de otros grupos existían de modo coetáneo con los psilófitos, y que éstos representan una vía de evolución cerrada. Pero, a la luz de las modernas investigaciones, no hay duda que los psilófitos son realmente plantas vasculares a la vez simples y primitivas.

Los psilófitos conocidos de forma más completa son tres géneros de plantas descubiertos en las calcedonias de Rhynie, en Aberdeenshire, Escocia, y descritos por Kidston y Lang de 1917 a 1921. Estas plantas estaban fosilizadas por la calcedonia y presentaban un detalle muy completo tanto externo como interno.

De estas plantas vasculares primitivas, la mejor conocida es *Rhynia*, de la cual se han descrito dos especies (fig. 18-1 A). Reconstruida, la planta aparece constituida por un rizoma provisto de rizoides y tallos aéreos que alcanzan 50 cm de altura y hasta 6 mm de diámetro. El tallo se ramifica dicotómicamente y carece de hojas. Los esporangios ocupan una posición terminal sobre algunas de las dicotomías.

El tallo aéreo está formado por una epidermis con estomas, un córtex, dividido en una amplia región interna que presenta lagunas, y una estrecha zona externa con células mayores (fig. 1 B). La estela es central, constituida por un cilindro macizo de traqueidas con engrosamientos anulares y rodeado por células alargadas que probablemente funcionaron como floema, aunque no se han observado en ellas zonas cribosas (fig. 18-1 C). No se ha identificado endodermis ni periciclo. Debido a la carencia de hojas de los tallos aéreos, se ha supuesto que si se realizaba fotosíntesis ésta debía tener lugar en el tallo.

Los esporangios, cilíndricos y separados del tallo por una estrecha constricción, alcanzan hasta 12 mm de longitud y 4 mm de diámetro. La pared del esporangio está formada por una capa epidérmica cutinizada y varias capas internas con células de pared delgada. No existe ninguna diferenciación para la dehiscencia. Las esporas tienen un diámetro de 35 a 65 micras y poseen una gruesa pared ornamentada con gránulos o papilas (fig. 18-1 D).

Los dos géneros relacionados con *Rhynia* son *Horneophyton* y *Asteroxylon*. *Horneophyton* es, en lo esencial, parecido a *Rhynia* pero es más pequeño, más delgado, posee gruesos segmentos tuberosos sobre el rizoma y presenta una columna en el esporangio.

Asteroxylon presenta una complejidad estructural considerablemente mayor que *Rhynia* y *Horneophyton*. El tallo aéreo es monopodial y está densamente cubierto con hojas de unos 5 mm de longitud dispuestas en espiral (fig. 18-2 A). El tallo alcanza 50 cm de altura y 1 cm de diámetro y parte de un rizoma ramificado y afilo. El tallo aéreo es parecido al de *Rhynia*, con una epidermis con estomas, un córtex interno y

otro externo, y una **protostela** prominente y relativamente grande, de cinco brazos (fig. 18-2 B). La estela es exarca, y los refuerzos de las traqueidas varían de anulares a escalariformes. Los **rastrillos foliares** parten del xilema oblicuamente y hacia arriba para penetrar en la base de las hojas.

Los esporangios atribuidos a *Asteroxylon* aparecen en posición terminal en el ápice de ramificaciones afilas y miden 1 mm de longitud por término medio. No se han encontrado en continuidad con la totalidad de la planta, pero en la misma calcedonia se hallan íntimamente asociados con los fósiles del tallo y han sido asignados con bastante confianza a los ejes foliosos.

Hasta hace relativamente poco, el género clásico *Psilophyton* se incluía también en el orden Psilofitales. Esta planta fue descrita por primera vez en 1859 por Sir J. W. Dawson, en rocas del Devónico inferior de la península de Gaspé en Quebec. Según la reconstrucción de Dawson, *Psilophyton* está formado por rizomas lisos de los cuales parten ramas aéreas espinosas. El tallo aéreo, de hasta 1,5 m de altura, se ramifica dicotómicamente y encierra un cilindro macizo de xilema con traqueidas anilladas. Dawson afirmó que algunos de los ápices de las ramas llevaban esporangios terminales, y que otros carecían de ellos. Aunque indicó que los esporangios iban unidos al extremo de las ramificaciones, los recolectores posteriores no consiguieron encontrarlos unidos. Estudios recientes han puesto de manifiesto que en algunas de las ramas atribuidas a *Psilophyton* los esporangios van unidos lateralmente y no en posición terminal. Así, *Psilophyton* no parece ya estar relacionado con el grupo *Rhynia-Horneophyton-Asteroxylon*, dotado de esporangios terminales, sino que parece representar una vía independiente de la evolución de las plantas vasculares primitivas.

El descubrimiento y reconstrucción de estas plantas primitivas ha impulsado a los botánicos a concluir que los psilófitos, del tipo de *Rhynia*, son realmente el tipo más sencillo de planta vascular. Características como los rizomas protostéllicos con rizoides, ramificación dicotómica, ausencia de hojas verdaderas y esporangio terminal han sido consideradas de modo general como las características que debía esperarse encontrar en plantas vasculares sencillas que hubieran evolucionado a partir de antecesores acuáticos. A resultas de ello, muchos científicos han aceptado que *Rhynia* y otros psilófitos son las plantas vasculares más primitivas, y debieron constituir el grupo inicial a partir del cual evolucionaron las demás

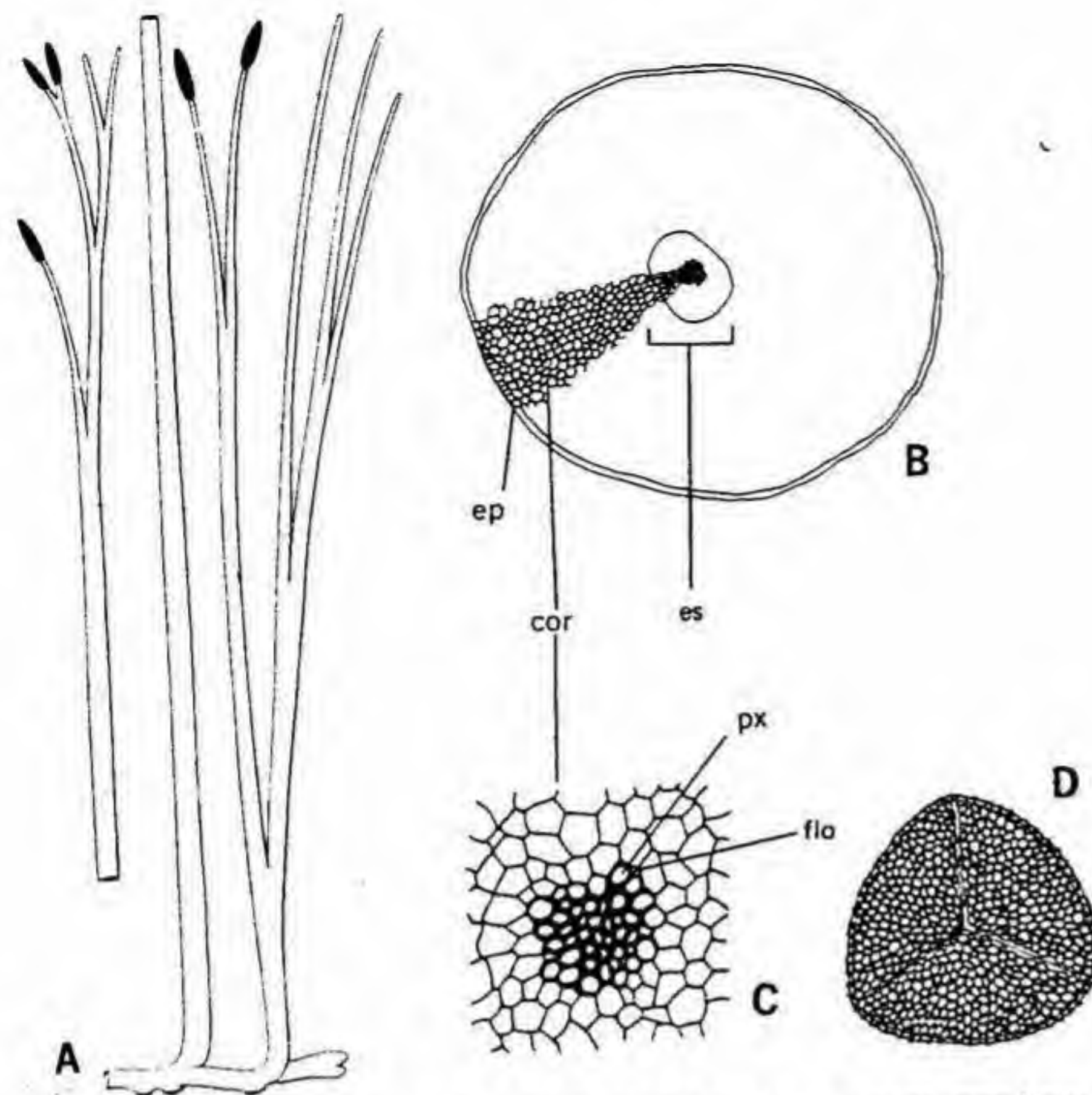


FIGURA 18-1 *Rhynia major*: A, reconstrucción del aspecto general, mostrando el rizoma, ramificación dicotómica y esporangios terminales, X 0,2; B, corte transversal del tallo, mostrando la estela, el córtex y la epidermis, X 9; C, corte transversal de la estela, mostrando el protoxilema exarca, X 40; D, espora aislada, mostrando la ornamentación trilete, X 400. *cor*, córtex; *ep*, epidermis; *flo*, floema (con dudas); *px*, protoxilema; *es*, estela. (Según Kidston y Lang, con permiso de *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.)

plantas vasculares. Esta idea ha dominado el pensamiento evolucionista sobre las plantas vasculares por espacio de más de 40 años y en gran parte a ella se deben varias de las clasificaciones naturales propuestas. El descubrimiento de las esporas y la reconsideración de fósiles primitivos ha permitido pensar que representantes de otros grandes grupos de plantas vasculares son por lo menos tan antiguos y probablemente más aún que los psilófitos. A resultas de ello, algunos investigadores dedicados al estudio de las floras del Devónico subrayan que aunque los psilófitos sean indudablemente sencillos, no son necesariamente, ni tan sólo probablemente, los más primitivos. Así, los psilófitos representan probablemente un grupo de plantas vasculares que evolucionó con independencia de otros grupos y se extinguió en el Devónico.

ORDEN PSILOTALES. Este orden comprende dos géneros de plantas, *Psilotum* y *Tmesipteris*. Ambos géneros se conocen exclusivamente como plantas actuales, pero presentan algunas características morfológicas y anatómicas parecidas a las de los psilófitos. (¿Psilófitos?)

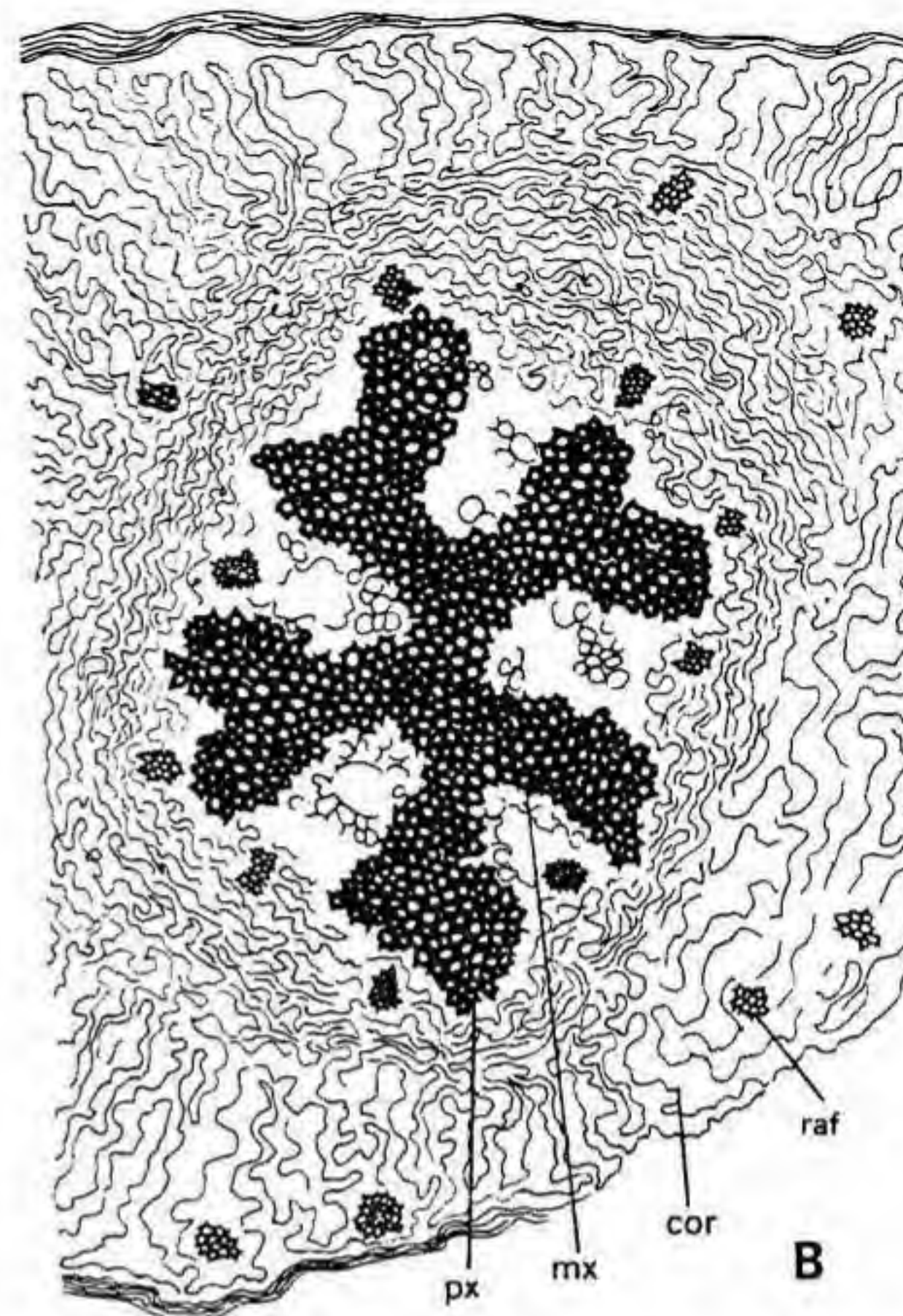
Morfología. La planta está formada por tallos subterráneos cubiertos de rizoides (fig. 18-3). Los rizomas se extienden fuera del suelo formando tallos aéreos, verdes y ramificados dicotómicamente. En *Psilotum*, los tallos aéreos alcanzan hasta 25 cm o más de altura, y presentan numerosas dicotomías. Distribuidas en espiral alrededor del tallo se encuentran expansiones en forma de escamita. Al carecer éstas de nervios, algunos botánicos no las consideran como hojas verdaderas. En *Tmesipteris* (fig. 18-4), el tallo suele ser no ramificado, aunque en algunos casos



FIGURA 18-2 *Asteroxylon mackiei*: A, reconstrucción del aspecto general, X 0,5; B, corte transversal del tallo, mostrando la actinostela de cinco brazos con el protoxilema exarca, y rastros foliares, X 20. *cor*, córtex; *raf*, rastro foliar; *mx*, metaxilema; *px*, protoxilema. (Según Kidston y Lang, con permiso de *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.)

presenta una única dicotomía. Existen en él hojas verdaderas, dispuestas en espiral. Cada una de ellas es larga y estrecha, posee estomas y tiene un solo nervio. En ambos géneros existe sobre el tallo y las hojas una cutícula bien diferenciada.

En corte transverso, tanto el tallo de *Psilotum* como el de *Tmesipteris* presentan una estela central rodeada por un córtex y una epidermis (fig. 18-5). En ambos géneros, el xilema del rizoma está formado por un núcleo macizo de traqueidas escalariformes, rodeado por células alargadas de ángulos engrosados que, al parecer, funcionan como floema. En los tallos aéreos, el xilema se presenta en forma de haces separados que flanquean una medula central constituida fundamentalmente por células esclerenquimáticas de pared gruesa. En *Psilotum*, los haces conductores son exarcas, mientras que los de *Tmesipteris* son mesarcas; es decir, el protoxilema está totalmente rodeado por el metaxilema. En ambos géneros el protoxilema está formado por traquei-



das anilladas y helicadas mientras que las traqueidas del metaxilema son escalariformes.

Organos esporógenos. En *Psilotum*, algunas de las expansiones foliáceas de la parte superior del tallo están sustituidas por apéndices portadores de esporangios (fig. 18-6 A). Aunque la naturaleza exacta del apéndice fértil es objeto de dudas, algunos consideran que se trata de un eje muy corto portador de dos expansiones foliáceas y de tres esporangios fusionados entre sí. En *Tmesipteris*, el apéndice esporóforo es parecido, integrado por dos esporangios fusionados en el extremo de una rama con dos hojas (fig. 18-6 B).

Una vez maduro, cada esporangio está formado por una pared externa de varias capas de células (fig. 18-6 C). La región central contiene células madres de las esporas, dispersas entre células parenquimáticas que actúan como fuente de alimento para las esporas en desarrollo y quedan completamente consumidas en el momento en que el esporangio efectúa la dehiscencia.



FIGURA 18-3 Tallos y ramas de *Psilotum*, mostrando la ramificación dicotómica, x 0,5.



FIGURA 18-4 Ramita de *Tmesipteris*, mostrando las hojas dispuestas en espiral y algunos esporangios, x 1,5.

Puesto que las meiósporas de *Psilotum* y de *Tmesipteris* son todas de un solo tamaño, se dice que se trata de plantas homósporas. En ambos géneros, las esporas son reniformes y su tamaño varía aproximadamente de 50 a 80 micras (fig. 18-6 D). La gruesa membrana esporal es finamente reticulada y posee una sutura o "lesura" longitudinal única en la superficie cóncava por donde la espora iba unida a las otras tres de la tétrade. Las esporas con una sola sutura se denominan monoletas o monorrasgadas. Las esporas de otras plantas vasculares —por ejemplo de los licopodios y algunos helechos— tienen una sutura tri-radiada, en forma de Y griega. Estas esporas tri-letas o trirrasgadas son más frecuentes en las plantas vasculares primitivas que las esporas monoletas.

Protalo. Si las condiciones son adecuadas, las esporas originan directamente por germinación protalos. El protalo joven empieza a crecer en el interior de la pared de la espora, pero pronto emerge, de ordinario a través de la sutura. En estado maduro, el protalo es cilíndrico, de varios milímetros de longitud, y coloreado de pardo o verde (fig. 18-7 A). El protalo es subterráneo y completamente infestado por hifas fúngicas micorrízicas. Los órganos sexuales, distribuidos irregularmente, son anteridios y arquegonios (fig. 18-7 B), que se desarrollan a partir de las células superficiales del protalo. Ambos órganos sexuales pueden ser observados con una simple lupa, pero el detalle interno debe observarse en corte microscópico. Los anteridios son globulosos, constituidos por una capa externa de células protectoras estériles y una masa central de células espermatógenas que acaban transformándose en espermatozoides. Cada espermatozoide, o anterozoide, está arrollado en espiral y provisto de muchos flagelos. Al llegar a la madurez, una de las células operculares del anteridio se abre y los espermatozoides flagelados salen por la abertura para nadar hasta los arquegonios.

Tanto en *Psilotum* como en *Tmesipteris* los arquegonios suelen estar inmersos bajo la superficie del protalo. Están constituidos por de cuatro a seis filas de células del cuello, que rebasan ligeramente el nivel de la superficie. Dos células del canal del cuello obturan a éste y recubren un gran óvulo contenido en el vientre, inmerso en el protalo.

Psilotum tiene una dotación cromosómica de $n = 52-54$; *Tmesipteris* tiene dotaciones de $n = ca.^1 100$ y $n = ca. 200$. Se cree que la mayoría de las especies son tetraploides.

¹ca = circa (aproximadamente)

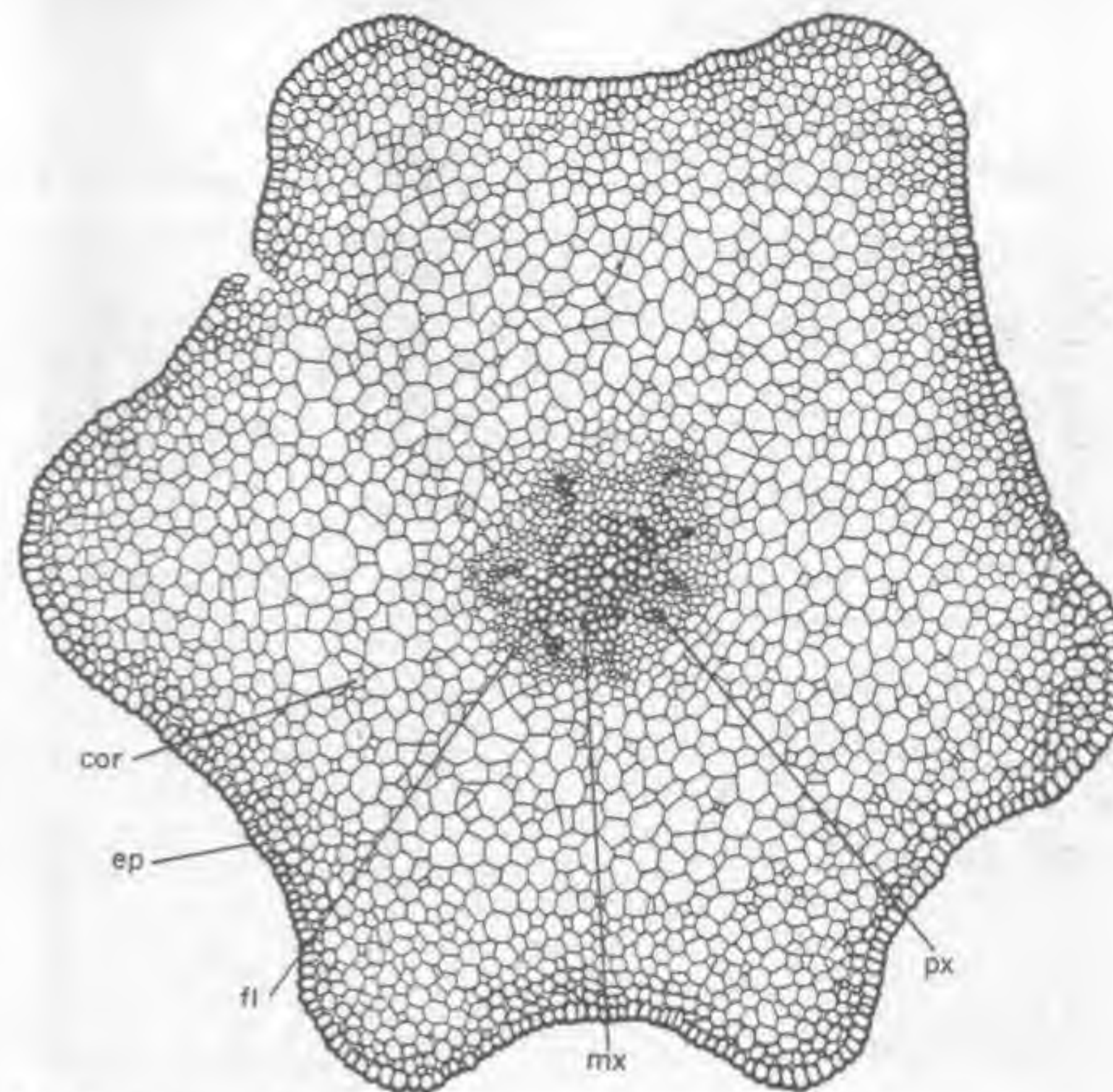


FIGURA 18-5 Corte transversal del tallo de *Psilotum*, mostrando la estela, el córtex y la epidermis, x 55. cor, córtex; ep, epidermis; mx, metaxilema; fl, floema; px, protoxilema.

Protostela: Haplostela

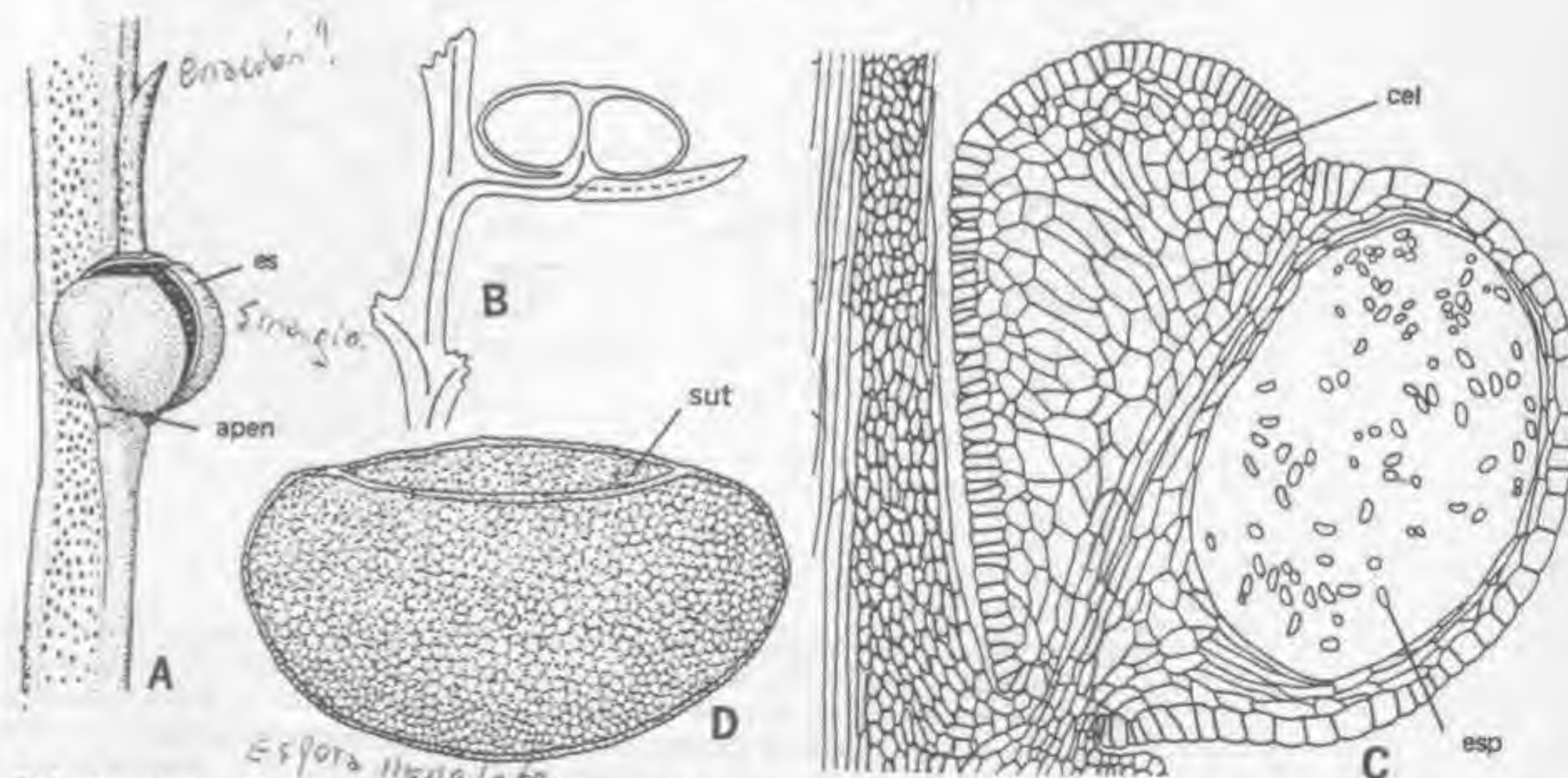


FIGURA 18-6 Organos reproductores de las psilotales: A, esporangio de *Psilotum* sostenido por un apéndice esporóforo, x 2; B, corte vertical de un esporangio y del esporóforo de *Tmesipteris*, mostrando la entrada de los haces vasculares en el esporangio x 2; C, corte vertical de un esporangio de *Psilotum*, mostrando las esporas desarrollándose en el interior de un lóculo, x 20; D, espora aislada de *Psilotum*, mostrando una sutura longitudinal única y la fina ornamentación reticulada, x 500. esp, esporas en fase de desarrollo; apen, apéndice esporóforo; cel, célula madre de las esporas; es, esporangios; sut, sutura. (B, según Eames con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

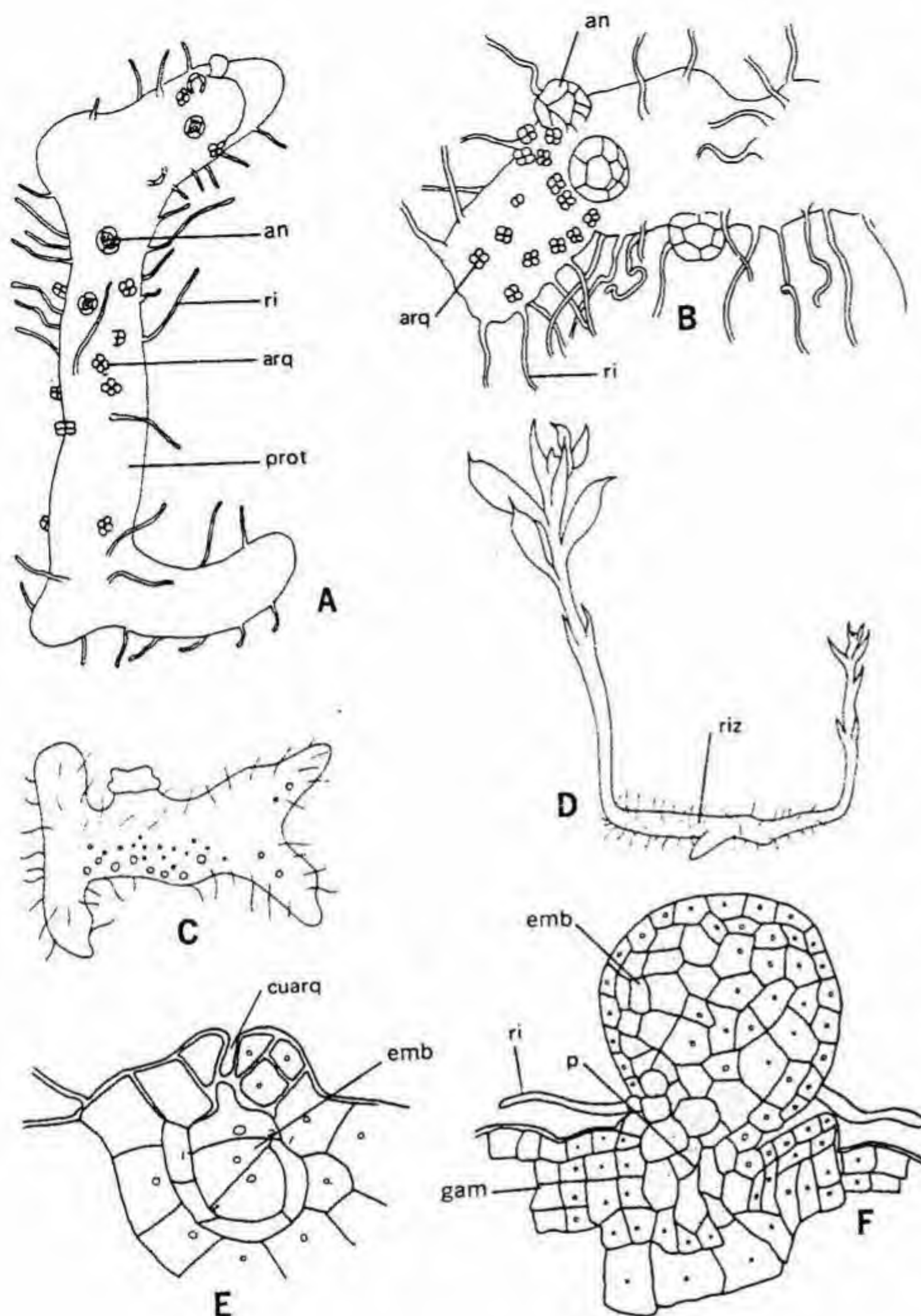


FIGURA 18-7 Gametófitos de las psilotales: A, protalo de *Psilotum*, mostrando su forma irregular, y los rizoides, arquegonios y anteridios, x 10; B, parte de un protalo de *Tmesipteris*, mostrando los rizoides, arquegonios y anteridios, x 12; C, protalo completo de *Tmesipteris*, x 5; D, esporófito joven de *Tmesipteris*, con dos brotes aéreos y una yema lateral surgiendo del rizoma, x 5; E, embrión joven de *Tmesipteris*, en el que pueden verse los planos de división de las células en 1-1 y 2-2, y el cuello del arquegonio, x 80; F, embrión de *Tmesipteris*, mostrando el pie (p) que penetra en el gametófito, y varios rizoides, x 50. an, anteridios; arq, arquegonios; cuarq, cuello del arquegonio; emb, embrión; gam, gametófito; prot, protalo; ri, rizoides; riz, rizoma. (A, B, según Lawson, con permiso de *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*; C-F, según Holloway, con permiso de *Transactions of Royal Society of New Zealand*.)

Embrión. La primera división del cigoto se realiza formando ángulo recto con el eje longitudinal del arquegonio (fig. 18-7 E). La célula hija superior sigue dividiéndose para formar el **primordio** del tallo, mientras que la inferior origina una masa de parénquima denominada **pie** (fig. 18-7 F). Al igual que en los briófitos, el pie absorbe materias alimenticias a expensas del protalo y las emplea para el desarrollo del propágulo embrionario. De ordinario, las primeras ramificaciones que se forman originan directamente rizomas, mientras que las ramificaciones que se originan más tarde maduran dando lugar a las partes aéreas del tallo. Cuando el esporófito joven se independiza del gametófito desde el punto de vista de su nutrición, el pie degenera.

Distribución y ecología. Las dos especies conocidas de *Psilotum* viven en las regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Una de las especies se encuentra desde Carolina del Sur en Norteamérica y Japón en Asia, hasta Australia y Nueva Zelanda. Por regla general, *Psilotum* crece en suelos húmedos, en hábitats húmedos y sombreados, pero en ocasiones crece como epífita sobre arbustos y árboles. La especie más frecuente (*P. nudum*) es relativamente fácil de cultivar en invernadero si se mantiene en atmósfera húmeda.

Tmesipteris, con una sola especie, está limitada a la parte meridional y oriental de Australia, Nueva Zelanda, las Filipinas y algunas islas de Polinesia. Vive también en hábitats húmedos y sombreados, y crece principalmente en forma epífita sobre arbustos y helechos arborescentes.

INTERRELACIONES

Antes del descubrimiento de los psilófitos en los yacimientos de Rhynie, en Escocia, *Psilotum*

se le atribuía que pertenecía a los licopodios

y *Tmesipteris* solían relacionarse con los licopodios; aún lo hacen algunos botánicos, principalmente a causa de las similitudes de crecimiento, ramificación, reducción de las hojas y anatomía de los tallos. En la actualidad, sin embargo, casi todos los especialistas en morfología y taxonomía han hecho de los psilófitos y de las psilotales un taxón independiente, denominado psilópsidos, psilofitinas o psilófitos.

Ha habido muchas controversias sobre las relaciones exactas entre los psilófitos estrictamente fósiles y los dos géneros vivientes de psilotales. Los argumentos a favor de considerar ambos grupos íntimamente relacionados son principalmente morfológicos y anatómicos, y se basan en las siguientes características, propias tanto de los representantes actuales como de los fósiles: rizomas con rizoides, ramificación dicotómica, hojas verdaderas rudimentarias o ausentes, esporangios en posición terminal sobre ramas y disposición protostélica de los vasos en el tallo. Basándose en estas características comunes se ha afirmado que los psilotales actuales son primitivos y están relacionados con los psilófitos fósiles. Si es así, los descendientes de los psilófitos del Devónico han persistido durante más de 400 000 000 de años sin dejar ningún vestigio fósil.

Otra interpretación establece la posibilidad de que *Psilotum* y *Tmesipteris* correspondan en realidad a reducciones evolutivas de otros grupos de estructura más compleja, como los licopodios. De acuerdo con esta hipótesis, los antecesores de los dos géneros actuales habrían presentado estructuras más evolucionadas: como hojas mayores provistas de venas, raíces primarias y esporangios axilares. Como consecuencia de mutaciones y selección estas estructuras habrían quedado reducidas. Aunque tales series de reducción se conocen en otros casos en el reino vegetal, no hay todavía pruebas directas a favor de ello en el caso de las psilotales.

BIBLIOGRAFIA

- Andrews, H. N., Jr., "Evolutionary Trends in Early Vascular Plants". *Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 24: 217-234 (1960).
- Bierhorst, D. W., "Structure and Development of the Gametophyte of *Psilotum nudum*". *Am. J. Bot.*, 40: 649-658 (1953).
- "The Gametangia and Embryo of *Psilotum nudum*". *Am. J. Bot.*, 41: 274-281 (1954).
- "The Subterranean Sporophytic Axes of *Psilotum nudum*". *Am. J. Bot.*, 41: 732-739 (1954).

- Bierhorst, D. W., "Observations on the Aerial Appendages in the Psilotaceae". *Phytomorphology*, 6: 176-184 (1956).
- Dawson, J. W., *The Fossil Plants of the Devonian and Upper Silurian Formations of Canada*. Ottawa: Geological Survey of Canada (1871).
- Holloway, J. E., "The Prothallus and Young Plant of *Tmesipteris*". *Trans. Proc. N. Z. Inst.*, 50: 1-44 (1918).
- "Further Notes on the Prothallus, Embryo, and Young Sporophyte of *Tmesipteris*". *Trans. Proc. N. Z. Inst.*, 54: 386-422 (1921).
- Kidston, R. y Lang, W. H., "On Old Red Sandstone Plants Showing Structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire". Pts. 1-5. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 51: 761; 52: 603, 643, 831, 855 (1917-1921).
- Leclercq, S., "Are the Psilophytales a Starting or a Resulting Point?" *Svensk. Bot. Tidsskr.*, 48(2): 301-315 (1954).
- Sahni, B., "On *Tmesipteris vieillardii* Dangeard, and Erect Terrestrial Species from New Caledonia". *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 213 B: 143-170 (1925).

19

DIVISIÓN LICOPODÓFITOS

Las plantas de esta división tienen una de las historias más antiguas de las plantas vasculares, pues datan con certeza de principios del Devónico y, posiblemente, incluso del Cámbrico. El registro fósil nos indica que este grupo ha seguido varias vías evolutivas, y que en el Carbonífero, los lycopodófitos figuraban entre las plantas mayores y más numerosas. Después de este período, los grandes lycopodios arborescentes desaparecieron y el grupo en conjunto disminuyó en importancia entre las plantas vasculares.

Con la excepción de los primeros representantes de los tiempos devónicos, los lycopodófitos pueden agruparse en cinco órdenes. Tres de ellos tienen representantes actuales: licopodiales, selaginetales e isoetales. Los otros dos, lepidodendrales y pleuromeiales, se conocen sólo en forma fósil.

Para la división, la denominación lycopodófitos se emplea aquí con preferencia a la de microfilófitos de Bold, de acuerdo con una propuesta de Andrews según la cual el nombre lycopodófitos es más apropiado, debido a que algunos de ellos tienen hojas grandes y a que el término lycopodio ha sido ampliamente utilizado en la literatura botánica.

MORFOLOGIA GENERAL

Todas las plantas de esta división poseen raíces, tallos y hojas verdaderos. Muchas de ellas poseen rizomas con raíces adventicias. La región aérea del tallo presenta ramificaciones desde dicotómicas a monopódicas. Algunas tienen tallos rastreros.

En la mayoría de los lycopodófitos, las hojas están dispuestas en espiral y son muy pequeñas. Cada una de ellas posee un nervio único que, en el punto de emergencia a partir de la estela, en el interior del tallo, no presenta intersticio foliar. Las hojas de este tipo se denominan microfilos.

Los esporangios se encuentran ya sea en las axilas, ya sobre la superficie adaxial de hojas más o menos especializadas, los esporofilos. Los esporofilos y esporangios de algunos lycopodófitos se localizan en conos o estróbilos terminales, mientras que los esporofilos de otras especies están espaciados y tienen el aspecto de hojas ordinarias. Las meiósporas son trirrasgadas. Algunos lycopodios son homósporos, mientras que otros, con esporas de dos tamaños, son heterósporos. En las plantas heterósporas, las megásporas o macrósporas germinan endospóricamente para formar gametófitos femeninos, mientras que las micrósporas se desarrollan, también endospóricamente, originando gametófitos masculinos.

Los representantes mejor conocidos de este grupo son tres géneros actuales: *Lycopodium*, *Selaginella* e *Isoetes*. La mayor parte de nuestro conocimiento de los lycopodófitos proviene del estudio detallado de dichos géneros. Los géneros fósiles son peor conocidos pero nos permiten obtener una idea de los probables acontecimientos evolutivos habidos en la línea de evolución de los lycopodófitos. Sin embargo, nos queda aún mucho que aprender y, sin duda, los resultados de futuras investigaciones ampliarán nuestra idea de la evolución dentro de esta evolución.

LOS PRIMEROS LICOPODOFITOS

La posibilidad de que *Aldanophyton*, del Cámbrico de Siberia corresponda a un lycopodófito primitivo se ha mencionado ya (véase cap. 17). *Aldanophyton* está formado por un eje con apéndices dispuestos en espiral que parecen hojas. Desgraciadamente, faltan los esporangios, por lo cual una decisión final sobre si se trata o no de un lycopodófito depende de nuevos descubrimientos.

La planta más antigua que presenta características de lycopodófito es *Baragwanathia longifolia*, descubierta en rocas del Devónico inferior de Australia (fig. 18-1 A, B). Esta planta posee tallos dicotómicamente ramificados y densamente cubiertos por hojas dispuestas en espiral. Cada hoja mide de 0,5 a 1 mm de anchura por 0,4 cm de longitud, y tiene un solo rastro vascular. En algu-

nas regiones del tallo, se encuentran esporangios reniformes en las axilas de hojas aparentemente no modificadas. No se ha determinado todavía si los esporangios están unidos al tallo o a la superficie superior de la hoja. El tejido vascular está integrado por una protostela exarca, con doce brazos de xilema primario, con traqueidas anilladas.

Otro género que posee características de lycopodófito ha sido hallado en rocas del Devónico inferior. Se trata de *Drepanophycus* (fig. 19-2 A). Una vez reconstruido presenta ramificaciones dicotómicas que proceden de un rizoma. Sobre el tallo existen hojas cortas y aplanadas y dispuestas en espiral. Cada una de ellas posee un solo nervio. Algunas de las hojas llevan esporangios sobre su cara superior, generalmente a mitad de camino entre la base y el ápice de la hoja. Así pues, por su estructura general, *Drepanophycus* es muy parecido a *Baragwanathia*.

Por último, en las rocas del Devónico medio e inferior se ha encontrado una tercera planta con características de lycopodófito, *Protolopodendron* (fig. 19-2 B). Se parece a *Drepanophycus* pero posee hojas dispuestas apretadamente y en espiral sobre el tallo dicotómico. Cada una de las hojas se bifurca en el ápice. Algunas de las hojas llevan esporangios en su cara superior, como en el caso de *Drepanophycus*. El cilindro de xilema está constituido por una protostela de tres brazos, formada por traqueidas escalariiformes.

Las características presentadas por las tres plantas primitivas que acabamos de describir son notablemente parecidas a las de algunas especies del género actual *Lycopodium*. Ello ha llevado a algunos investigadores a proponer la posibilidad de que los antecesores de *Lycopodium* existieran ya muy tempranamente en la historia de las plantas vasculares, y que prácticamente no se han producido modificaciones estructurales en esta línea desde aquella época remota.

ORDEN LEPIDODENDRALES. Durante el Carbonífero, algunos de los lycopodófitos alcanzaron un porte arbóreo. Se contaban entre los elementos dominantes de los bosques que constituyeron la vegetación de los abundantes pantanos carboníferos. Estos grandes lycopodófitos se clasifican dentro de los lepidodendrales, un orden exclusivamente representado por fósiles de finales del Devónico hasta principios del Pérmico.

La planta mejor conocida de este grupo es *Lepidodendron* (literalmente, árbol de las escamas). *Lepidodendron* presenta un tronco



FIGURA 19-1 *Baragwanathia*: A, fotografía de un fragmento del tallo mostrando las hojas filiformes y densas, x 0,4; B, detalle a mayor aumento del tallo y de las hojas con varios esporangios en las axilas de éstas, x 0,7. (Según Lang y Cookson, con permiso de la Royal Society of London.)

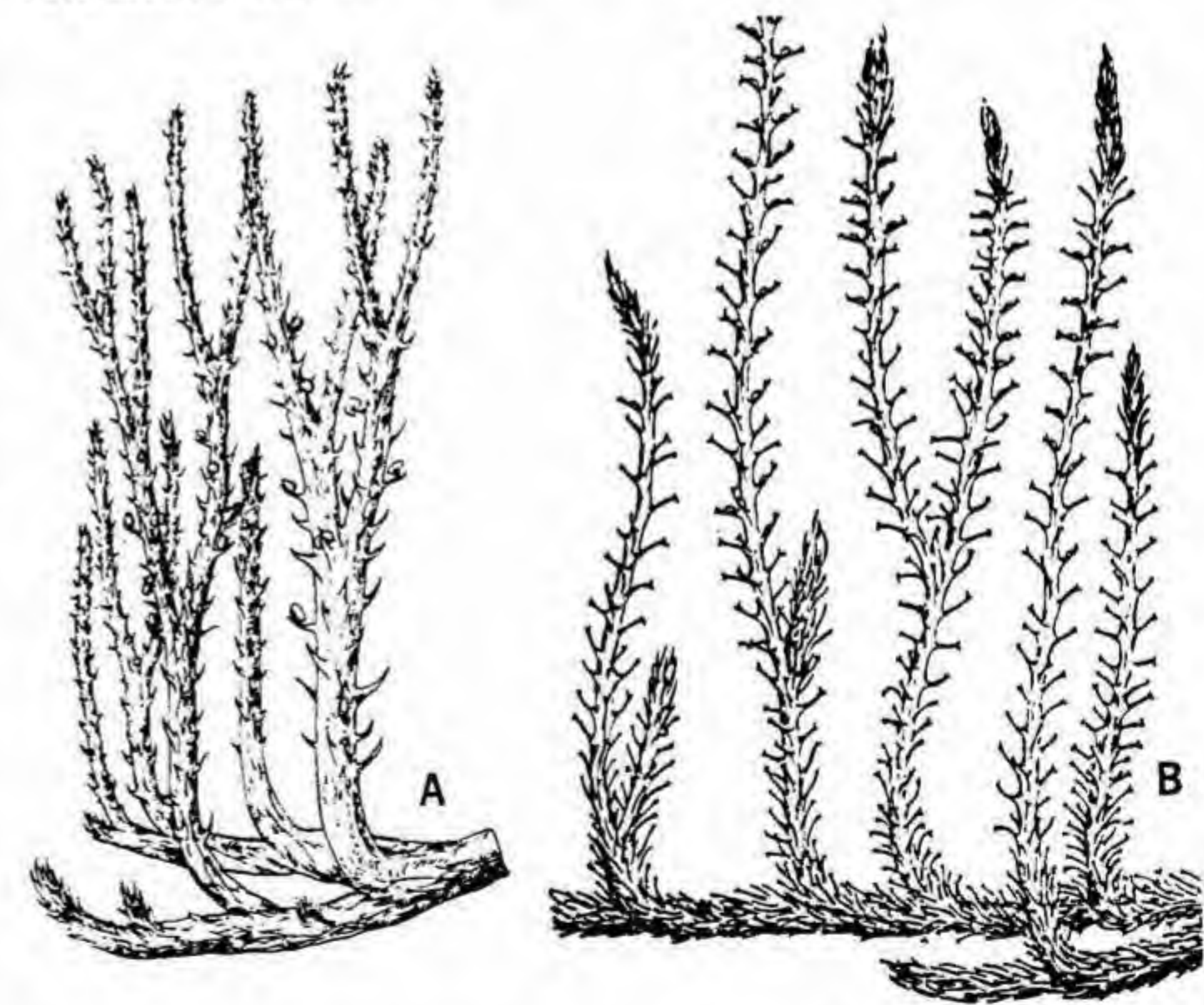


FIGURA 19-2 Lycopodófitos primitivos del Devónico: A, *Drepanophycus* con ramificación dicotómica, hojas aplanadas y esporangios sobre los esporofilos en la parte superior del tallo, x 1,6; B, *Protolopodendron*, mostrando tallos dicotómicos postrados y erectos, hojas bifurcadas y esporangios sobre la superficie adaxial de los esporofilos, x 0,5. (Según Kräusel y Weyland, con permiso de *Palaeontographica* y *Senckenbergiana*.)

columniforme coronado por una copa de ramas (fig. 19-3). En algunos ejemplares, el tronco supera los 35 m de longitud y 1 m de diámetro. Las ramas de la copa proceden de divisiones dicotómicas, pero las dicotomías no son siempre iguales. Las hojas son largas, graminiformes y limitadas a las regiones terminales de las últimas ramificaciones. Al caer, dejan en las regiones más viejas del tallo cicatrices foliares que forman un dibujo característico sobre la superficie del tronco y de las ramas. Los órganos reproductores consisten en esporangios agrupados en conos unidos a las ramificaciones externas, entre las hojas.

Tallos. Las características internas del tallo pueden observarse muy bien en sección transversal (fig. 19-4 A). El cilindro vascular de gran parte de las ramas más viejas tiene una medula parenquimática central rodeada por un delgado anillo de xilema primario constituido por traqueidas escalariformes. El protoxilema es exarca, con desarrollo centripeto del metaxilema (fig. 19-4 B). En muchas de las ramas más viejas, se encuentra inmediatamente encima del xilema primario un anillo de leño secundario constituido por traqueidas escalariformes de pared delgada y radios medulares de una célula de anchura. El cámbium y el floema secundario se encuentran inmediatamente encima, pero raramente se han conservado. Incluso en los mayores troncos de *Lepidodendron*, la totalidad del cilindro vascular raramente excede de 10 cm de diámetro; seguramente poca debía ser la resistencia mecánica debida al tejido vascular.

Por encima del xilema secundario se encuentra una corteza relativamente gruesa, normalmente compuesta por dos zonas: una región interna con células parenquimáticas de pared delgada y una región externa, formada también por parénquima, al cual se agregan con frecuencia filamentos de fibras esclerenquimáticas. Las débiles células parenquimáticas de ambas zonas se aplastan y destruyen con frecuencia, originando un espacio anular hueco por fuera del tejido vascular.

El tejido que rodea el córtex es la peridermis. En la mayoría de las especies está constituido por filas radiales de células alargadas de pared gruesa, parecidas a las fibras de esclerenquima. En algunas especies, la peridermis está sembrada de zonas lenticulares integradas por células de pared delgada. Es probable que estas células segregaran cera que recubría el exterior del tallo y colaboraba a conservarlo durante la fosilización. La peridermis, de más de 40 cm de grosor es con

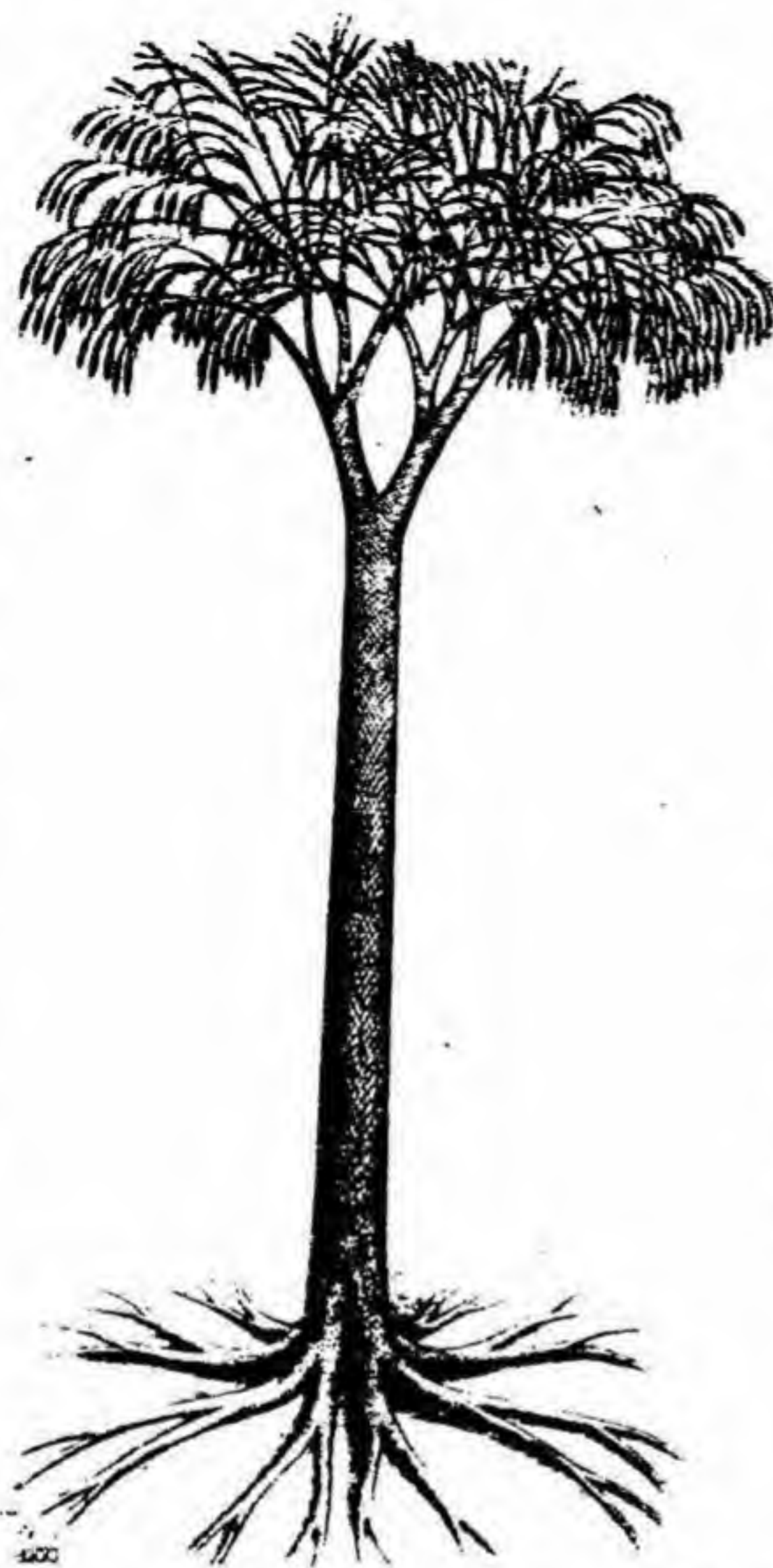


FIGURA 19-3 Reconstrucción de un árbol del género *Lepidodendron*, mostrando raíces, tallo columnar, ramificación dicotómica desigual y ramitas terminales foliosas. (Según Hirmer con permiso de R. Oldenburg.)

probabilidad la que permitía la mayor parte de la resistencia del tallo.

En la mayoría de géneros de los lepidodendrales, el cámbium de la peridermis (**felógeno**) se encuentra en la superficie del tallo entre las bases de las hojas. Debido a ello, casi todo el desarrollo de la peridermis se realizaba hacia el interior, de forma centripeta, conservando así las cicatrices foliares en donde las hojas estaban implantadas sobre el tallo. El contorno de dichas cicatrices era romboidal y formaba alineaciones en espiral alrededor del tallo (fig. 19-5). Cada



FIGURA 19-4 Cortes transversales del tallo de *Lepidodendron*. A, en el que puede verse estela, córtex y peridermis, x 3,9; B, parte de la estela, con la medula, xilema primario y xilema secundario, x 20. ci, córtex interno; mx, metaxilema; ce, córtex externo; m, medula; per, peridermis; px, protoxilema; r, radio; xils, xilema secundario.

una de las cicatrices contiene el vestigio de un solo nervio, flanqueado por dos paricnos (fig. 19-6). Los paricnos, que pueden haber servido para la aireación, son dos canales de células parenquimáticas que unían la hoja con el tallo.

Hojas. Cada una de las hojas posee un solo nervio, que va desde el centro del limbo hasta la base (fig. 19-7). El nervio establece continuidad con el rastro foliar del tallo y parte del xilema primario sin dejar ningún intersticio foliar. En el

limbo, el nervio está formado por un núcleo central de xilema rodeado por células que probablemente funcionaban como floema. Alrededor del floema se encuentra una región de células traqueidiformes, denominada **tejido de transfusión**, que probablemente actuaba transportando agua y sustancias nutritivas disueltas desde el nervio central hasta los tejidos periféricos.

Conos. Los lepidodendrales poseen esporangios y esporofilos reunidos en conos. En

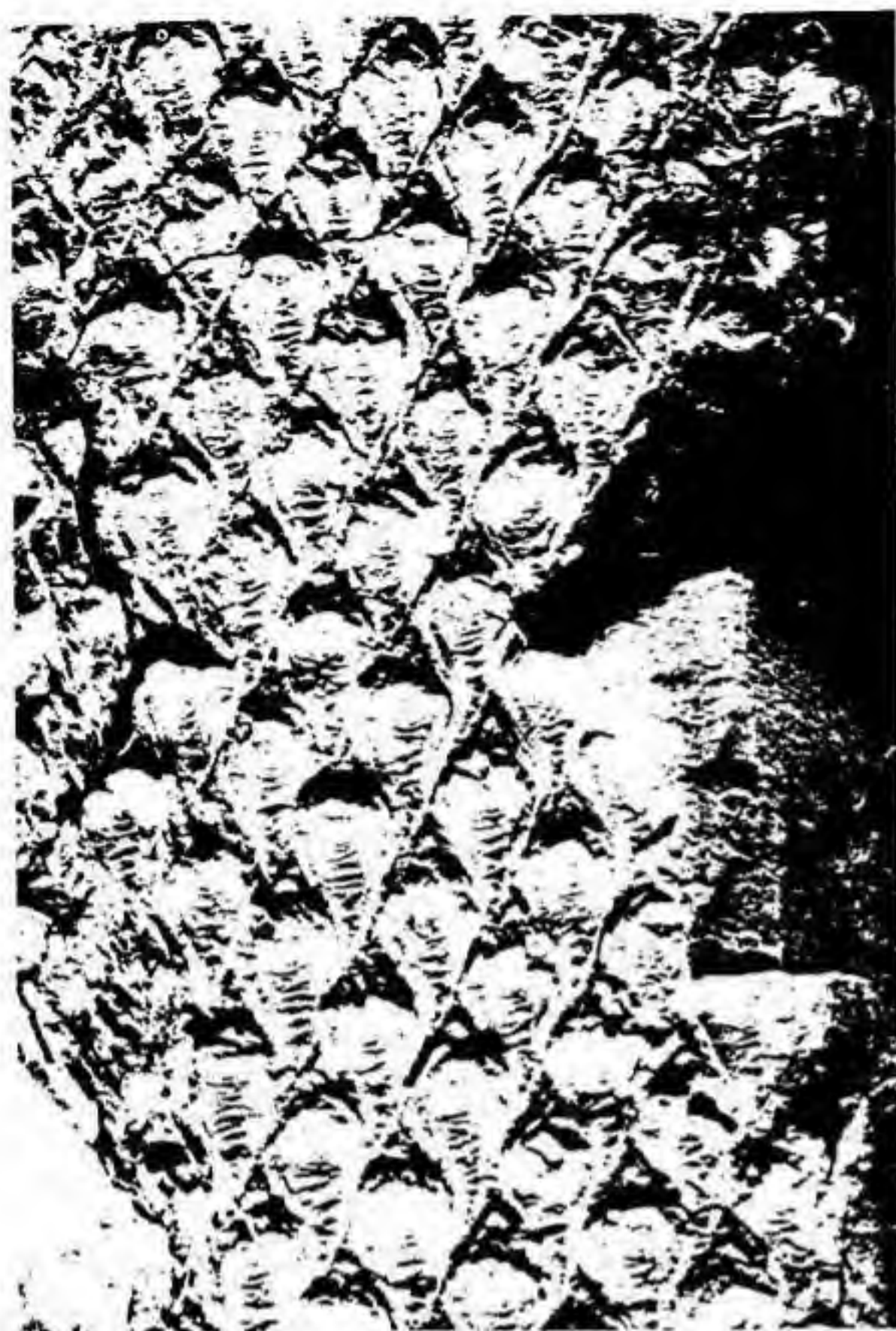


FIGURA 19-5 Parte de una rama de *Lepidodendron*, mostrando las cicatrices foliares romboidales dispuestas en filas oblicuas, x 2.

paleontología se atribuyen la mayoría de estos conos al "género" *Lepidostrobus* (del griego *lepi-do*, "escama", y *strobilos*, "piña"). Aunque normalmente se encuentran aislados, se han encontrado suficientes conos unidos a tallos para poder comprobar su relación con *Lepidodendron*. De ordinario, los conos son alargados y cilíndricos (fig. 19-8). Algunos de ellos están unidos al tallo por un corto pedúnculo, otros son sésiles. Algunos ejemplares tienen una longitud de más de 30 cm y una anchura mayor de 45 mm, pero la mayoría son más pequeños. Cada cono está formado por un eje central, que lleva los esporofilos dispuestos en espiral o verticilados. Cada esporofilo tiene forma de escudo, con el ápice incurvado hacia arriba. Cada uno de los esporangios está unido a la superficie superior del esporofilo, y una pequeña expansión denominada lígula va unida al esporofilo a corta distancia del esporangio. La lígula, existente también sobre las hojas, es, según parece, privativa de la mayoría de los lycopóditos heterósporos.

La mayoría de las especies de *Lepidostrobus*

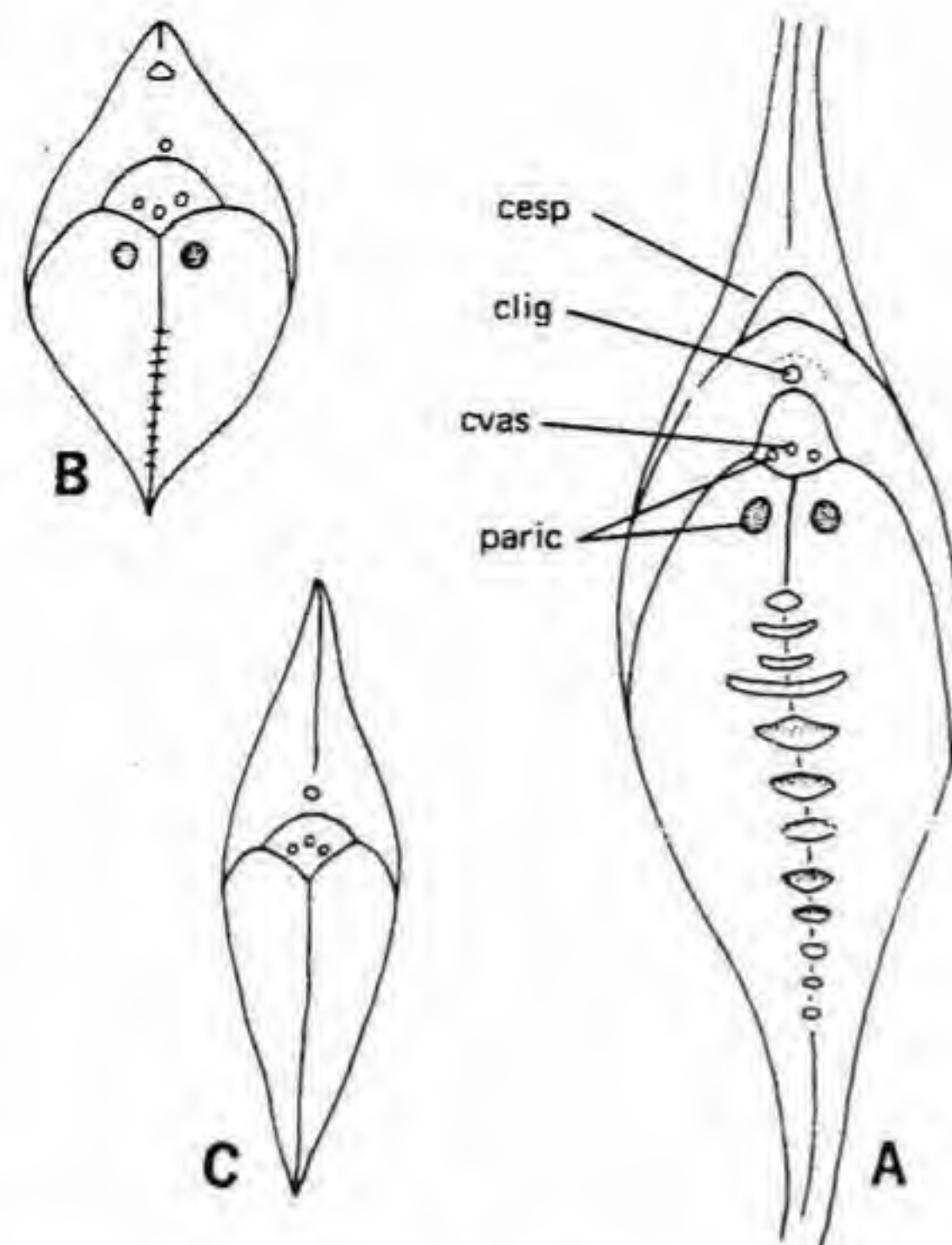


FIGURA 19-6 A-C, cicatrices foliares de tres especies distintas de *Lepidodendron*, mostrando los detalles de su estructura. *clig*, cicatriz de la lígula; *paric*, parichnos; *cesp*, cicatriz esporangial; *cvas*, cicatriz del haz vascular. (Según Zeiller.)



FIGURA 19-7 Corte transversal de una hoja de *Lepidodendron*, mostrando el nervio central, el tejido de transfusión y el mesofilo. *h*, tejido hipodérmico; *m*, mesofilo; *fl*, floema; *t*, células de transfusión; *tra*, traqueidas del nervio. (Según Andrews, con permiso de John Wiley & Sons, Inc.)

son heterósporas, y presentan microsporas y macrosporas en esporangios distintos localizados en un mismo cono. En general, los microsporangios están concentrados sobre los esporofilos próximos al ápice del cono, y los macrosporangios, en los próximos a la base. Las microsporas son trirrasgadas y subtriangulares, con un estrecho reborde que rodea un cuerpo central (fig. 19-9 A). Su tamaño varía de unas 20 a 40 micras y eran producidas en gran número. Las macrosporas son también trirrasgadas y subtriangulares o circulares (fig. 19-9 B). Son mucho mayores que las

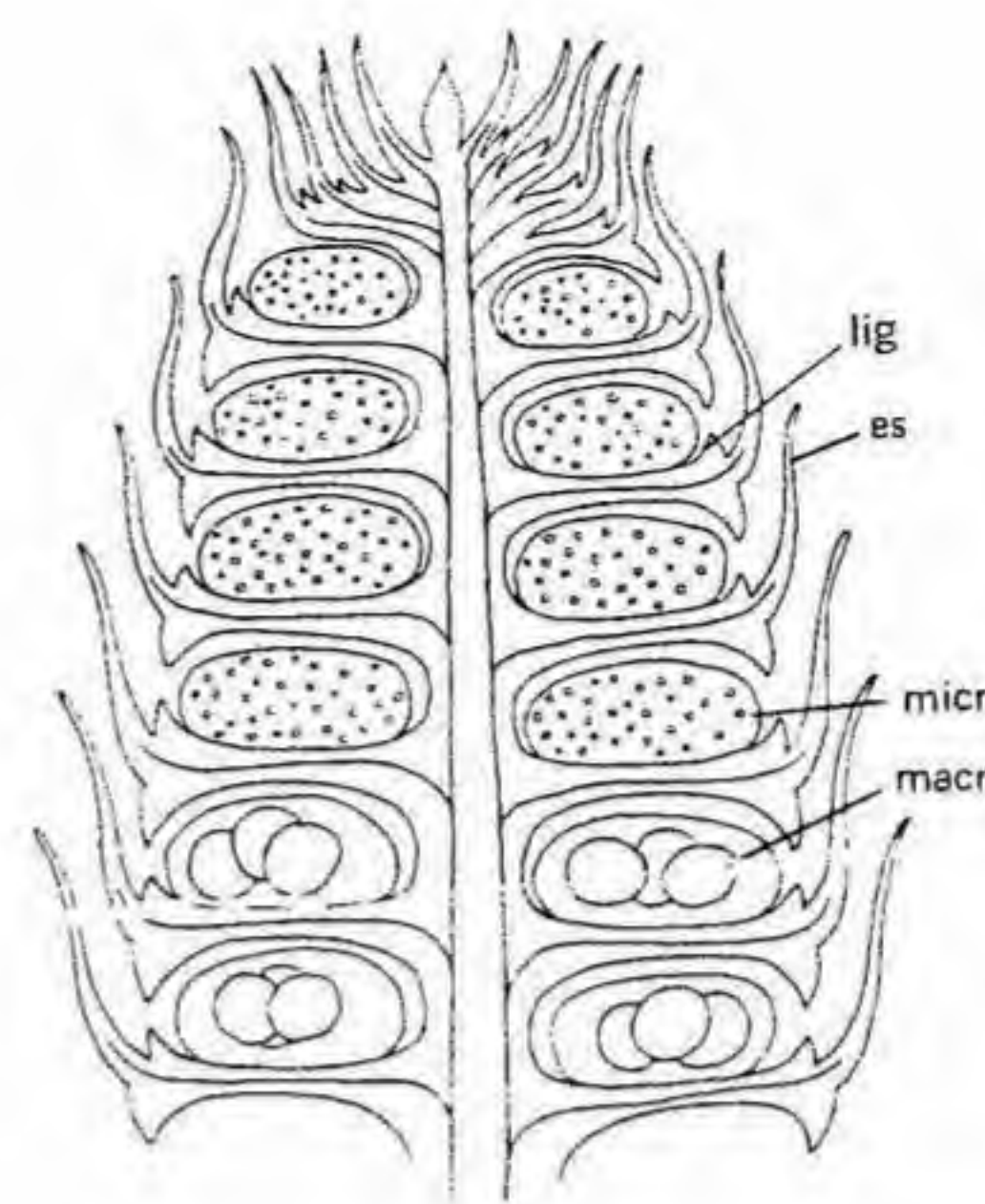


FIGURA 19-8 Corte vertical de un cono de *Lepidostrobus*, en el que puede verse la separación entre los micro y los macrosporangios de los diferentes esporofilos. *lig*, lígula; *micr*, microsporangio; *macr*, macrosporangio; *es*, esporofilo. (Según R. Zeiller, "Etudes sur le *Lepidostrobus brownii* (Unger) Schimper", *Mém. Acad. Sci.*, Tomo 52, 2.ª ser., 1914.)

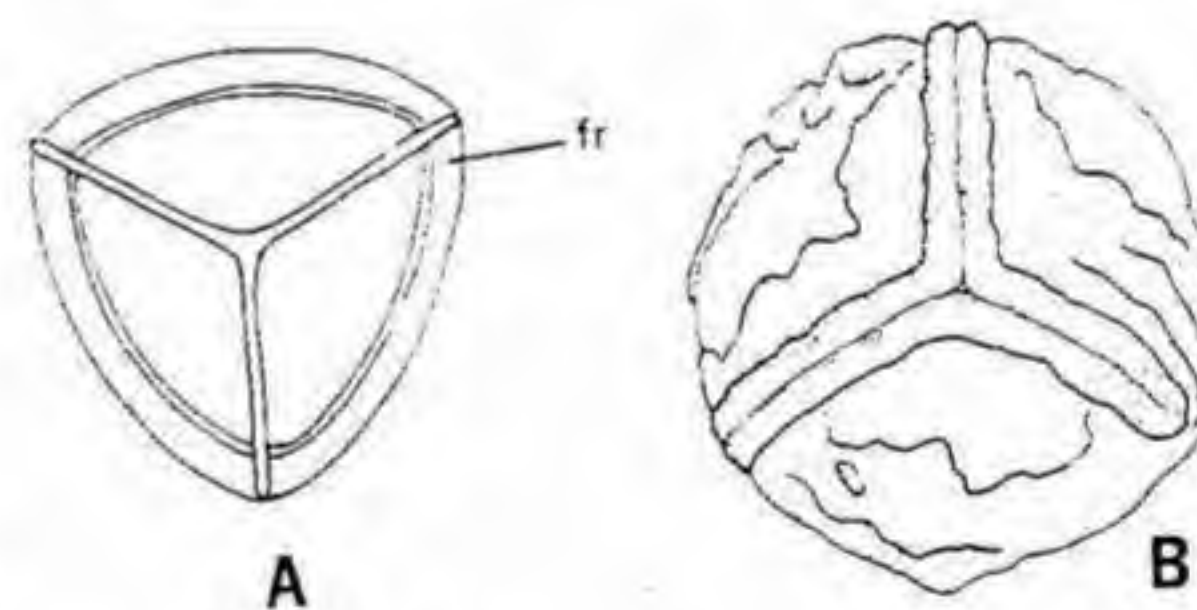


FIGURA 19-9 Esporas de *Lepidodendron*: A, microspora, con su cicatriz trirrasgada y una estrecha franja (*fr*) rodeando el cuerpo de la espora, x 500; B, megáspora, mostrando la cicatriz trirrasgada y la pared esporal rugosa, x 40. (Según Potonié, "Synopsis der Spores *in situ*", *Beihette zum Geologische Jahrbuch*, vol. 52, lám. 3, figs. 73-75, 1962.)

microsporas y varían de 300 micras hasta más de 2 mm de diámetro. Algunas especies producían, por esporangio, dieciséis macrosporas, otras sólo cuatro y otras una sola; este caso ha sido citado como ejemplo de serie evolutiva con reducción en el número de las partes.

En un "género" de cono próximo, *Lepidocarpon*, existen estructuras especializadas que se han comparado con las de una semilla (fig.

19-10). En el cono, el esporofilo encierra el esporangio exceptuando una estrecha fisura parecida al micrópilo, situada en un extremo. Dentro del esporangio se desarrollaba una sola macrospora. La envoltura del macrosporangio por el esporofilo es parecida a la del esporangio femenino realizada por un integumento en las plantas que producen verdaderas semillas, por ejemplo, en las gimnospermas. Sin embargo, los dos órganos no son auténticamente homólogos, puesto que el esporofilo envolvente sería comparable con un fruto o carpelo y no con un óvulo. La estructura reproductora que encontramos en *Lepidocarpon* probablemente funcionaba como una semilla en la forma siguiente: el esporofilo protegía el macrosporangio y la macrospora; ésta almacenaba reservas alimenticias, y el esporofilo actuaba como receptáculo para las microsporas, colaborando así con la fertilización.

Otro género de lycopóditos arborescentes que abundaron durante el Carbonífero es *Sigillaria*. En general, su aspecto es muy parecido al de *Lepidodendron*. La principal característica distintiva se encuentra en el dibujo de las cicatrices foliares. En *Sigillaria*, dichas cicatrices, ovaladas o redondeadas, están dispuestas en espiral sobre el tallo, pero además están ordenadas en filas verticales.

Filogenia. Los lepidodendrales aparecieron, según parece, durante la última mitad del Devónico, y su abundancia y complejidad aumentaron durante el Carbonífero. Alcanzaron un máximo durante el Carbonífero superior (Pennsylvaniano) y su importancia disminuyó de modo muy notable durante el Pérmico. Al final de este período, los lepidodendrales estaban prácticamente extinguidos. Se cree que un factor básico en esta extraordinaria decadencia fue el cambio del clima del mundo hacia condiciones frías y secas. Aunque se admite de forma general que los lepidodendrales representan el final de una línea de evolución dentro de los lycopóditos que culminó con la adquisición del porte arborescente, se admite algunas veces la posibilidad de una relación entre *Sigillaria*, del Carbonífero, ya mencionada, y una planta del período triásico, *Pleuromeia*, descrita en el orden siguiente.

ORDEN PLEUROMEIALES. La planta más representativa de este orden es *Pleuromeia*, de los sedimentos triásicos de Alemania. *Pleuromeia* posee un tallo columnar y no ramificado, que alcanza por lo menos 2 m de altura y 9 cm de diámetro (fig. 19-11). La base del tallo se

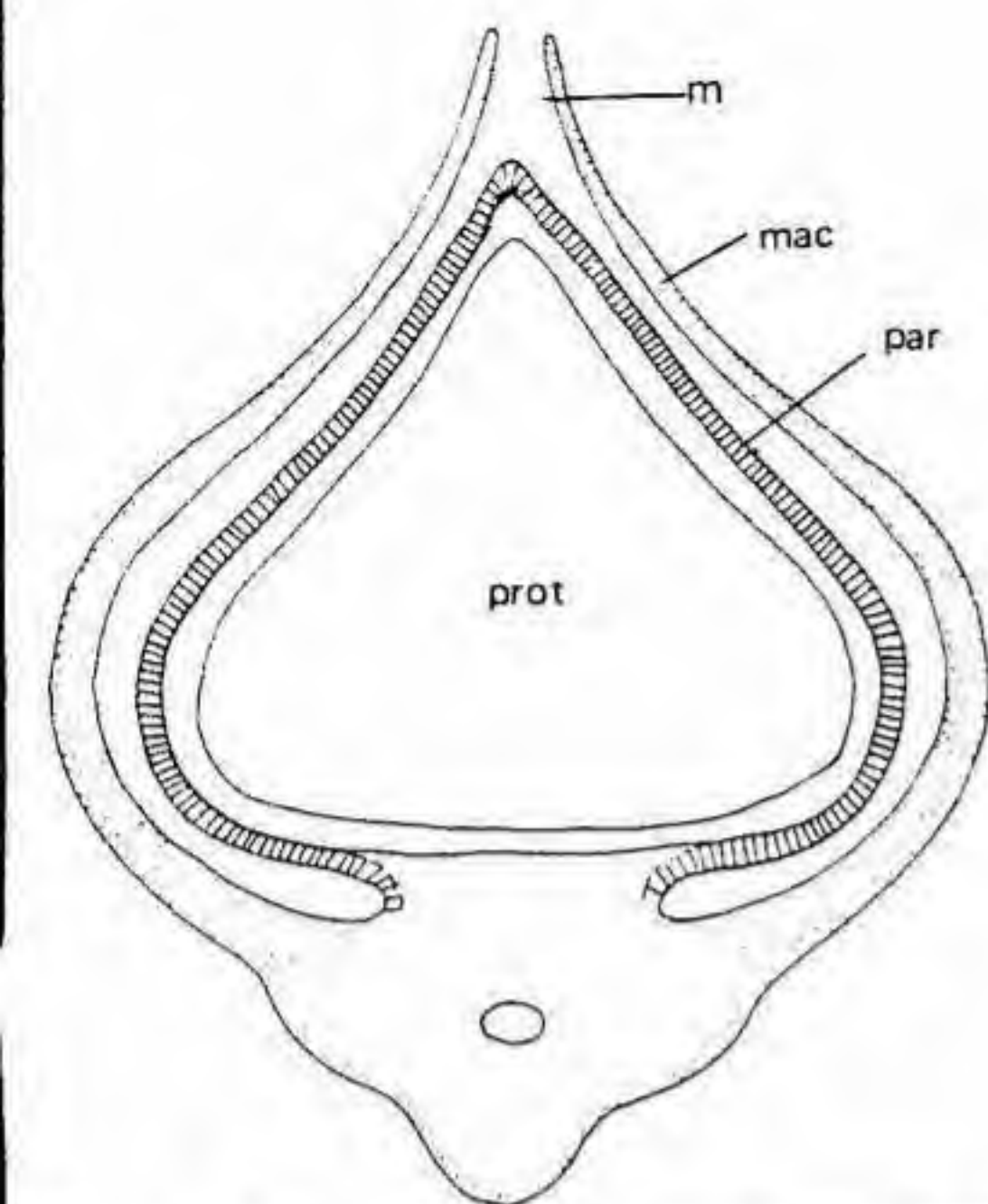


FIGURA 19-10 Corte longitudinal de una "semilla" de *Lepidocarpon*, mostrando la pared espinal (*par*) rodeando el protalo (*prot*), el macrosporofilo (*mac*) y el micrópilo (*m*), x 4. (Según D. H. Scott, *Studies in Fossil Botany*, Adam & Charles Black, Ltd. London.)

extiende formando cuatro o más lóbulos, sobre los que se implantan numerosas raicillas. Las hojas están implantadas en espiral sobre el tallo, y alcanzan 11 cm de longitud y 1.5 cm de anchura. Cada hoja posee una lígula y dos nervios que la recorren en toda su longitud. Al igual que en los lepidodendrales, parece ser que las hojas caían de las regiones más viejas, a medida que el tallo crecía en altura.

Las estructuras reproductoras se encontraban formando un cono en el ápice del tallo. La planta era heteróspora, y se considera que sus esporangios se encontraban sobre la cara abaxial de los esporofilos. Esta disposición es contraria a la de los demás licopodófitos, y se ha explicado considerando esta planta resultante de la reducción de plantas anteriores provistas al mismo tiempo de esporangios adaxiales y abaxiales. Los macrosporangios son grandes y contienen macrósporas trirringadas cuyo tamaño varía de 500 a 700 micras. Los microsporangios son relativamente pequeños y poseen un gran número de micrósporas trirringadas que miden entre 15 y 25 micras.

Otro género, *Nathorstiana*, suele incluirse en este orden. Se ha encontrado solamente en el Cretácico inferior, por lo cual es anterior a *Pleuromeia*. *Nathorstiana* es una planta pequeña, y

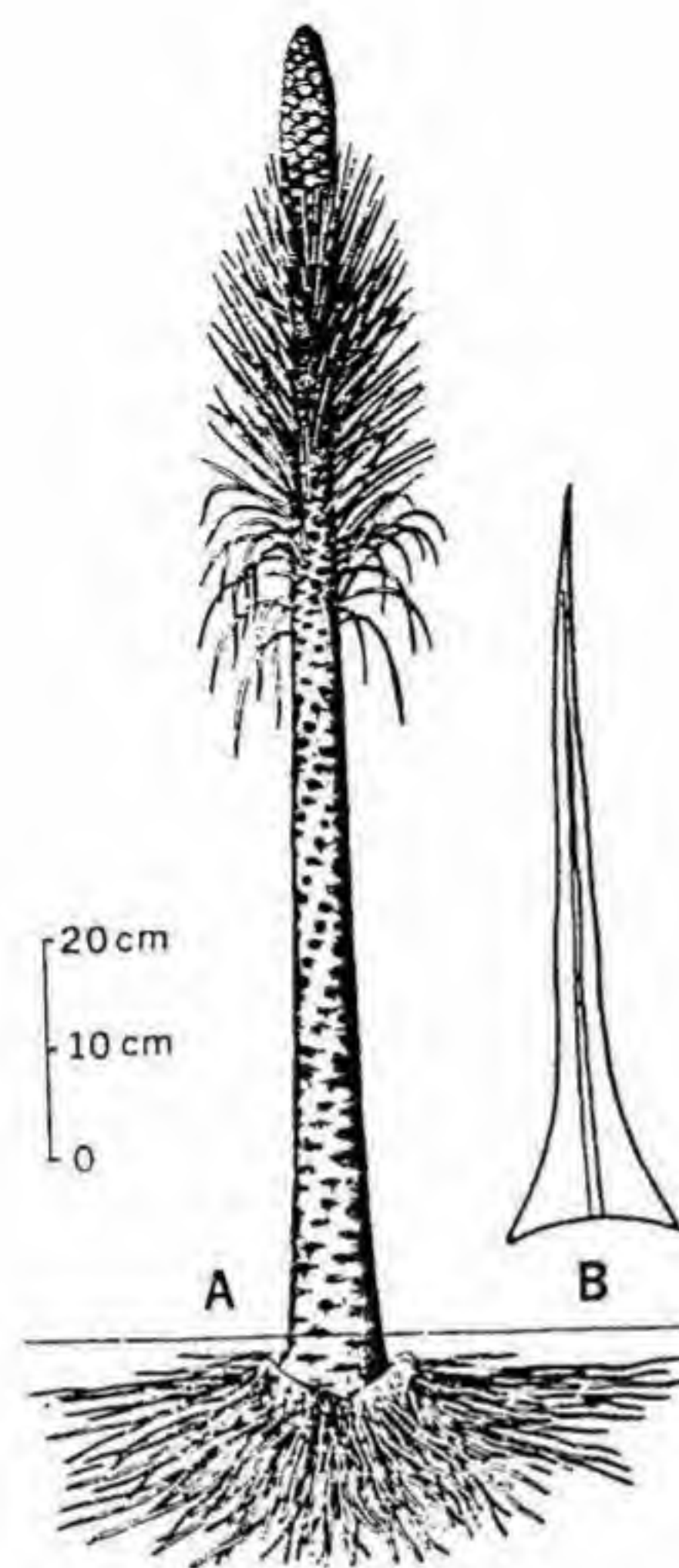


FIGURA 19-11 A, reconstrucción *Pleuromeia*, mostrando el aparato radical, tallo columnar y hojas y un cono en la parte superior; B, una hoja aislada. (A, según Hirmer, con permiso de *Palaentographica*; B, según Mägdefrau, "Zur Morphology und Phylogenetischen Bedeutung der Fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia*" *Beihefte Botanisches Centralblatt*, vol. 48, 1931.)

posee un tallo erecto y no ramificado, de más de 20 cm de longitud (fig. 19-12). Las raíces parten de la región inferior y salen de costillas existentes en el eje. No se han encontrado estructuras reproductoras. Por su tamaño y estructura, *Nathorstiana* se ha comparado con el género actual *Isoetes*, y algunos creen que es un antecesor indirecto de dicho género.

ORDEN ISOETALES. Este orden de licopodófitos comprende dos géneros actuales, *Isoetes* y *Stylites*. La historia de *Isoetes* se remonta al Cretácico inferior y continúa por el Cretácico superior y el Terciario hasta la actualidad.

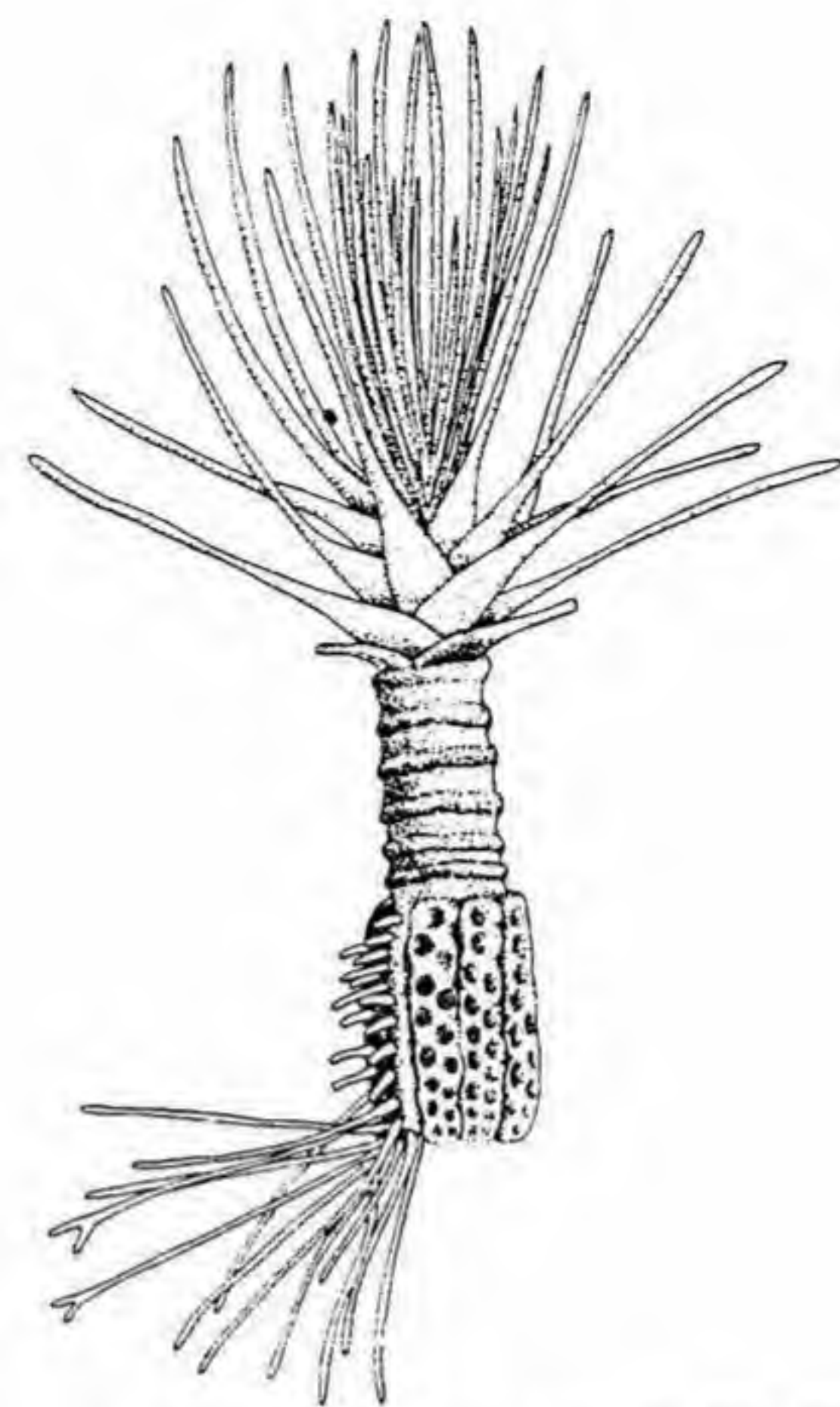


FIGURA 19-12 Reconstrucción de *Nathorstiana*, mostrando el aparato radical, el tallo corto y las hojas dispuestas en espiral, x 0.5. (Según Mägdefrau, "Über *Nathorstiana*, eine Isoetacee aus dem Neokom von Quedlinburg a Harz", *Beihefte Botanisches Centralblatt*, vol. 49, 1932.)

Stylites, conocido solamente como género actual, fue descrito por primera vez en 1957 a partir de ejemplares que crecían en los bordes de lagos elevados de las montañas del Perú. Ambos géneros presentan una estructura reducida en comparación con otros licopodófitos y se cree que representan fases de reducción de la serie *Pleuromeia-Nathorstiana-Stylites-Isoetes*.

Isoetes. Una de las plantas vasculares más peculiares, *Isoetes*, presenta una densa masa de hojas lineares implantadas en roseta sobre un tallo muy corto (fig. 19-13). Por su porte recuerda una pequeña planta de cebolla. Crece sumergido en aguas someras, en el borde de estanques o lagos, sobre las riberas fangosas de ríos o en prados húmedos. Se han descrito más de cincuenta especies. Este género, ampliamente distribuido en latitudes templadas, es raro en la zona intertropical.



FIGURA 19-13 Aspecto de una planta de *Isoetes*, mostrando sus hojas, tallo y raíces, x 1.

Un examen más detenido de *Isoetes* nos revela la presencia de dos o cuatro lóbulos en el tallo (fig. 19-15 A). Dicho tallo es muy corto, emite entre los lóbulos raíces ramificadas dicotómicamente y crece gracias a la actividad de un meristemo apical y de otro basal.

La disposición de los tejidos en el tallo es muy peculiar (fig. 19-14 A). En la región central se encuentra un núcleo de xilema primario constituido por traqueidas diseminadas en el seno de un parénquima. Este núcleo está rodeado por una capa muy fina de floema primario. Al igual que los demás licopodófitos, los rastros foliares parten del cilindro vascular sin dejar ventanas foliares.

En *Isoetes*, existe un cámbium por fuera del floema primario (fig. 19-14 B). El cámbium produce cada año una pequeña cantidad de tejido secundario. Las células formadas hacia el interior corresponden a células cribosas, parénquima y lo que ha sido descrito como unas traqueidas ocasionales. Las células formadas por el cámbium en dirección a la periferia son todas parenquimáticas y actúan como tejido de reserva alimenticia. Cada año, conforme se va originando nuevo parénquima, los tejidos más externos se descaman junto con la base de las hojas. Este tipo de cámbium

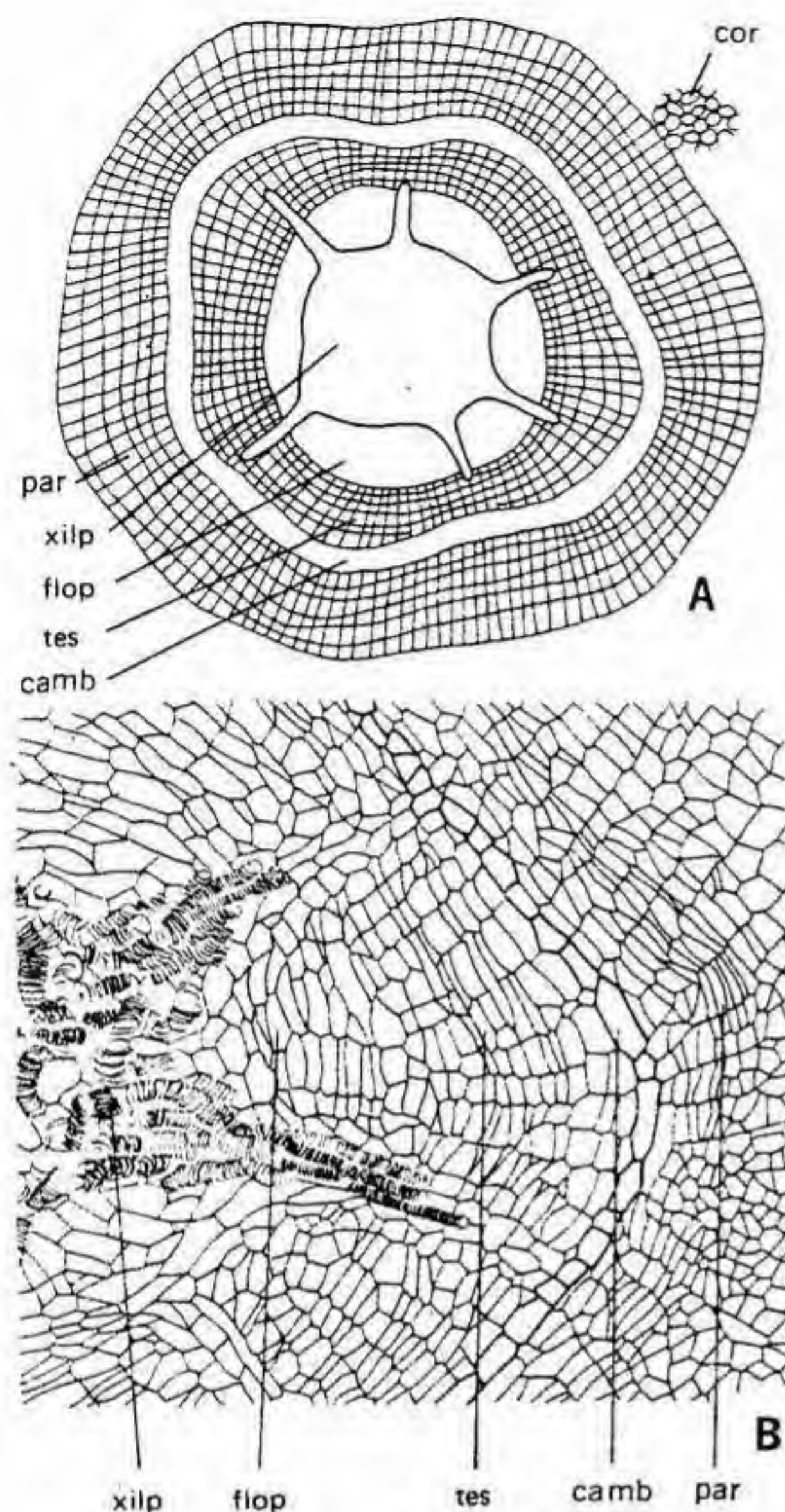


FIGURA 19-14 *Isoetes*: A, corte transversal del tallo de *Isoetes*, mostrando un núcleo central de xilema primario (xilp) rodeado por floema primario (flop), cámbium (camb) —la zona anular clara— con tejido secundario en el interior (tes), parénquima secundario (par) y córtex (cor) en el exterior, X 5; B, corte ampliado de A, mostrando traqueidas del xilema primario (xilp), floema primario (flop), tejido secundario (tes) al interior del cámbium (camb) y parénquima secundario (par) al exterior, X 15.

situado encima del floema primario, que produce células floemáticas hacia dentro y parenquimáticas hacia fuera no se encuentra en ningún otro tipo de plantas vasculares.

Las hojas están dispuestas en espiral a partir del ápice del tallo (fig. 19-15 A). Cada una de las hojas está inserta por una amplia base y se va adelgazando hacia la punta. Sobre la superficie

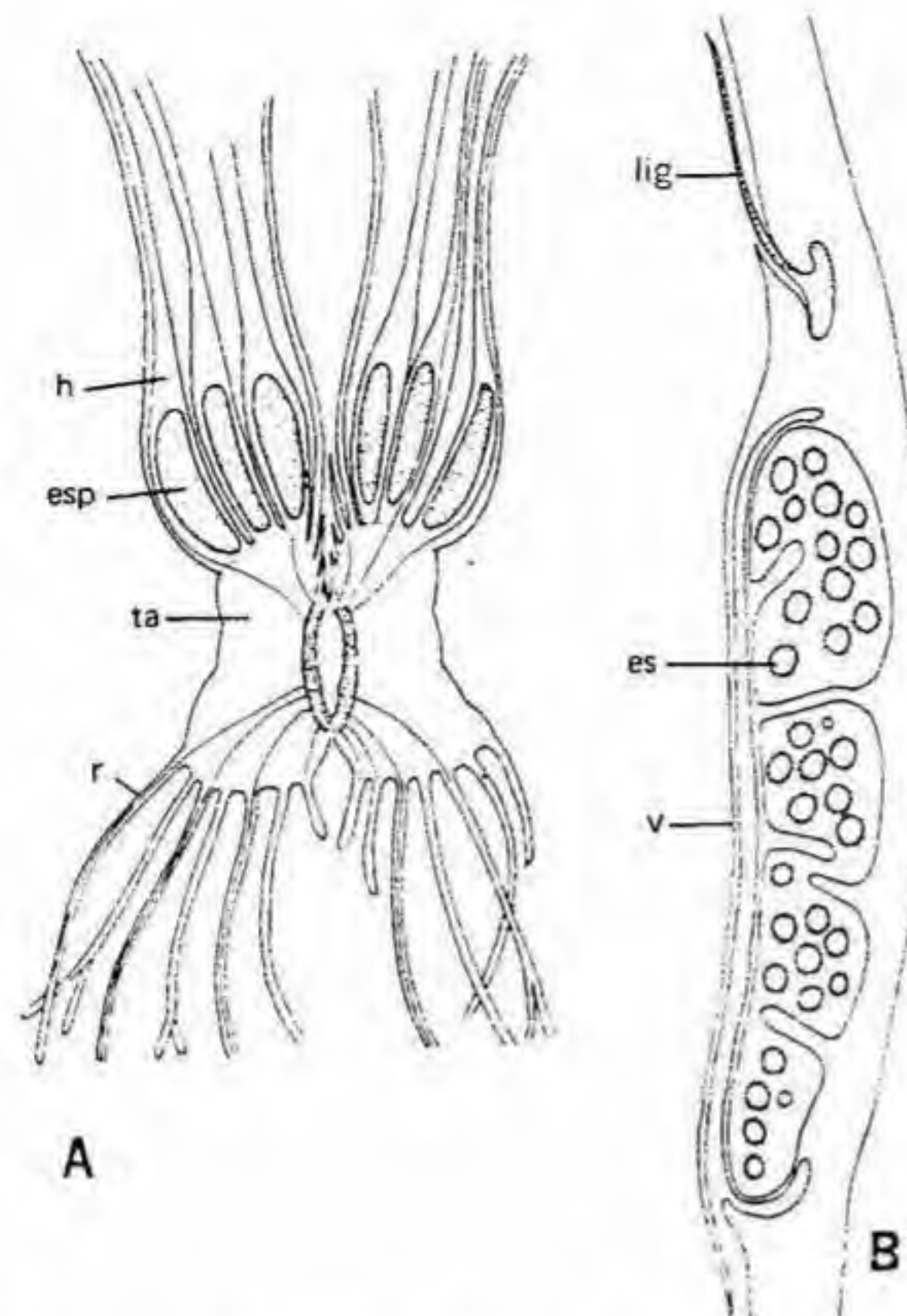


FIGURA 19-15 *Isoetes*: A, corte vertical de los esporofilos y del tallo (ta), donde pueden verse las hojas (h), esporangios (esp), núcleo vascular en el interior del tallo e implantación de las raíces (r), X 2; B, corte longitudinal de un esporofilo, mostrando la lígula (lig), el velo (v) y las esporas (es), X 15. (A, según Eames; B, según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

adaxial se encuentra unida una lígula (fig. 19-15 B), al igual que en *Lepidodendron*, *Pleuromeia* y en la mayoría de otros licopodófitos heterósporos. Un nervio central recorre toda la longitud de la hoja, flanqueado a ambos lados por canales parenquimáticos que han sido comparados con los canales del paricnos de la hoja de *Lepidodendron*. En el mesofilo se encuentran cuatro cámaras de aire características de las plantas acuáticas sumergidas. Parece ser que intervienen tanto en el intercambio gaseoso como en la flotación.

De ordinario, una planta de *Isoetes* madura posee tres conjuntos de órganos foliáceos alrededor del ápice del tallo. Las capas externas de hojas llevan normalmente macrosporangios, por lo cual se denominan macrosporofilos. Estos rodean a su vez a verticilos de microsporofilos. De ordinario, los apéndices centrales son hojas inmaduras con esporangios abortados.

Los esporangios son únicos y relativamente grandes, algunos de ellos de hasta 10 mm de longitud (fig. 19-15 B). Se encuentran en la base del esporofilo, inmediatamente debajo de la lígula y están total o parcialmente cubiertos por un repliegue del esporofilo, el velo o indusio. Hacia el interior del lóculo del esporangio penetran invaginaciones de la pared de éste, denominadas trabéculas. Tanto las trabéculas como la pared del esporangio poseen un tejido nutricional, el tapete, sobre la superficie interna. Las células centrales, todas ellas células madres de las esporas en potencia, forman microsporas o macrosporas agrupadas en tétrades.

Se ha afirmado que el número de microsporas que se forman en un microsporangio de *Isoetes* es superior a 1 000 000 en algunas especies. Gran parte de las microsporas son bilaterales y monorrasgadas, y alcanzan entre 20 y 45 micras de longitud (fig. 19-16 C, D). Las macrosporas se producen en cantidad mucho menor, que oscila entre 50 y 300 por esporangio. Su diámetro varía de 250 a 900 micras, y son trirrassgadas (fig. 19-16 A, B). La ornamentación de la pared esporal, peculiar para cada especie, varía de granular a equinulada o muricada. Tanto las microsporas como las macrosporas germinan normalmente a principios de primavera, y producen gametófitos pluricelulares relativamente pequeños que maduran en el interior de la pared esporal.

El gametófito masculino parte de una célula uninucleada (fig. 19-17 A). Dicha célula se divide para producir una célula protálica en uno de los extremos, y un primordio anteridial central. El primordio anteridial se divide a continuación para formar una capa externa de células protectoras y un núcleo interno con cuatro células espermatogénicas. Cada una de estas células produce un espermatozoide pluriflagelado y arrollado en espiral. Los espermatozoides flagelados son más parecidos a los de los helechos y equisetos que a los de los demás licopodófitos. Esto ha conducido a algunos investigadores a apuntar la posibilidad de que exista una relación más próxima entre *Isoetes* y los primeros dos grupos, que con los licopodófitos.

El desarrollo del gametófito femenino es enteramente endospórico (fig. 19-18). El gran núcleo de la espora se divide repetidas veces hasta formar muchos núcleos libres. Entonces empiezan a formarse las paredes en uno de los lados, y pueden acabar por rodear a todos los núcleos. Sobre la superficie del gametófito, exactamente bajo la marca trirrassgada de la pared de la ma-

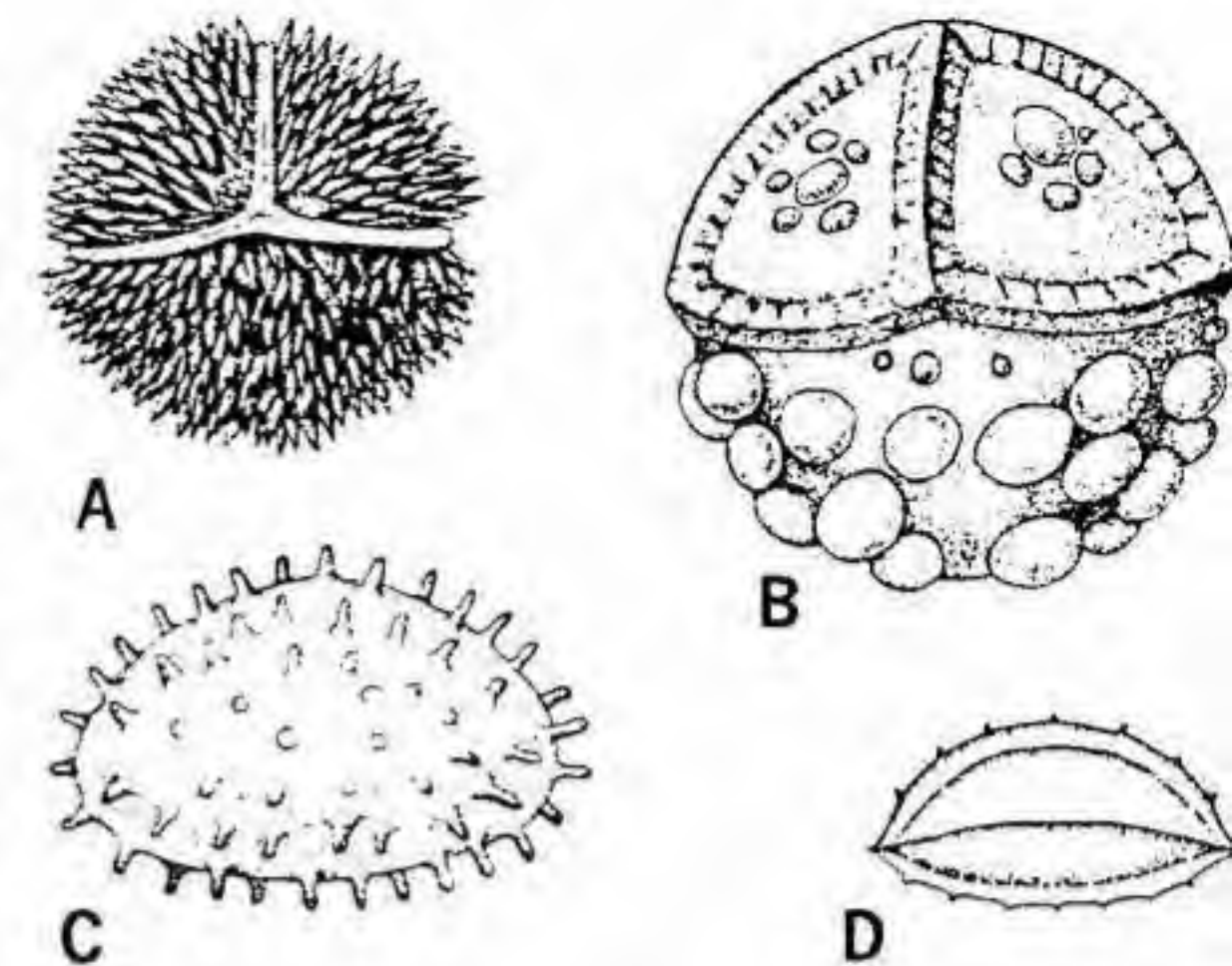


FIGURA 19-16 *Isoetes*: A, B, macrosporas, X 5; C, D, microsporas, de dos especies distintas, X 500. (Según Motelay y Vendryès.)

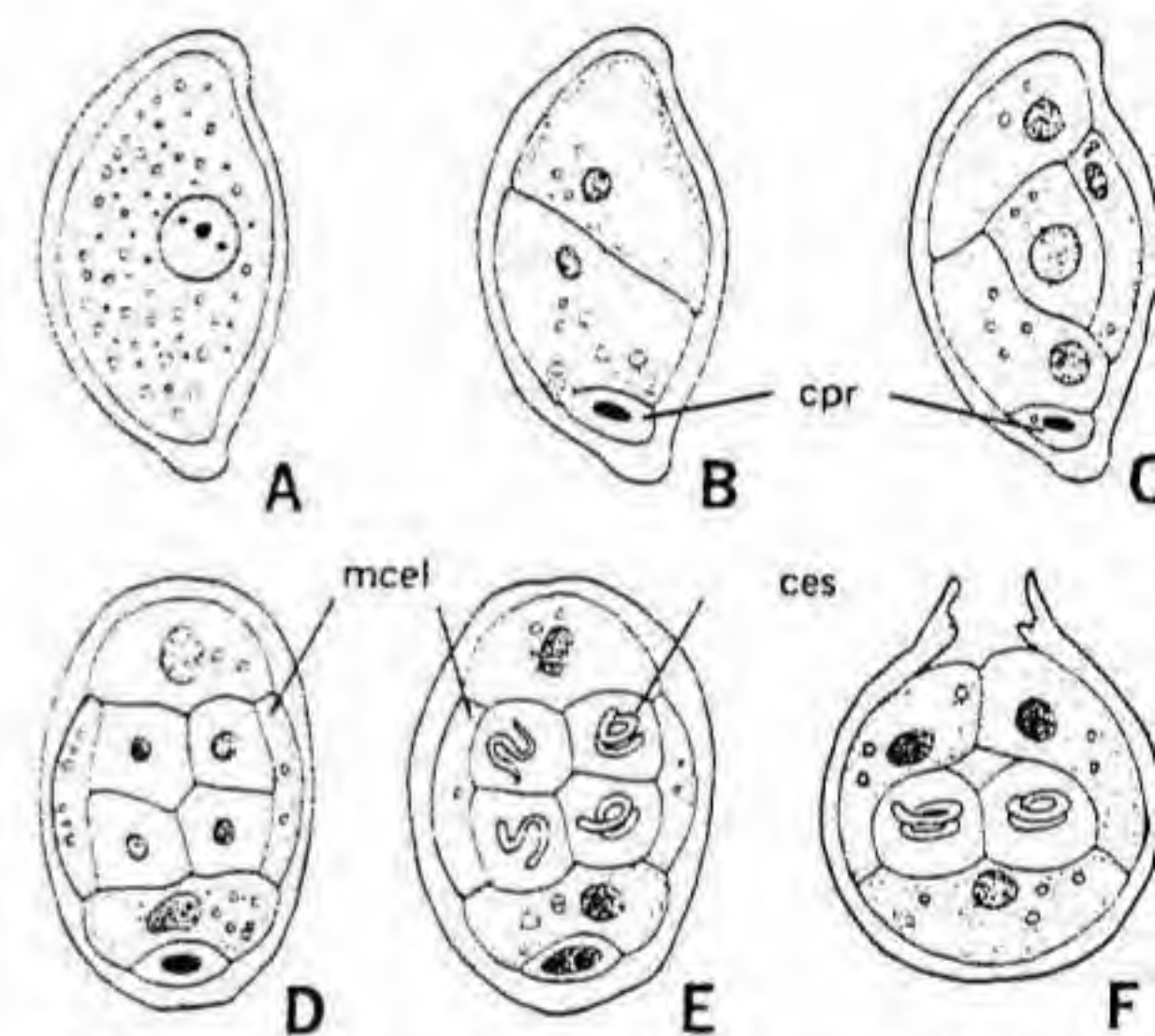


FIGURA 19-17 Desarrollo del gametófito masculino de *Isoetes*, X 800: A, célula uninucleada; B, célula protálica única (cpr), formada en uno de los extremos; C, primordio del anteridio situado en el centro, rodeado por tres membranas celulares (mcel); D-F, fases de la formación de espermatozoides a partir de células espermatogénicas (ces). (A, según Liebig, con permiso de Flora.)

crospora, se forman varios arquegonios. Cada uno de ellos está integrado por cuatro filas de células del cuello, una célula del canal del vientre y un gran óvulo. Al llegar a la madurez, la célula del canal del cuello se desintegra, y las células del cuello se apartan un tanto hasta formar un estrecho canal. La fecundación tiene lugar cuando un espermatozoide flagelado penetra nadando en el cuello y llega hasta el óvulo.

La primera división del óvulo fecundado es

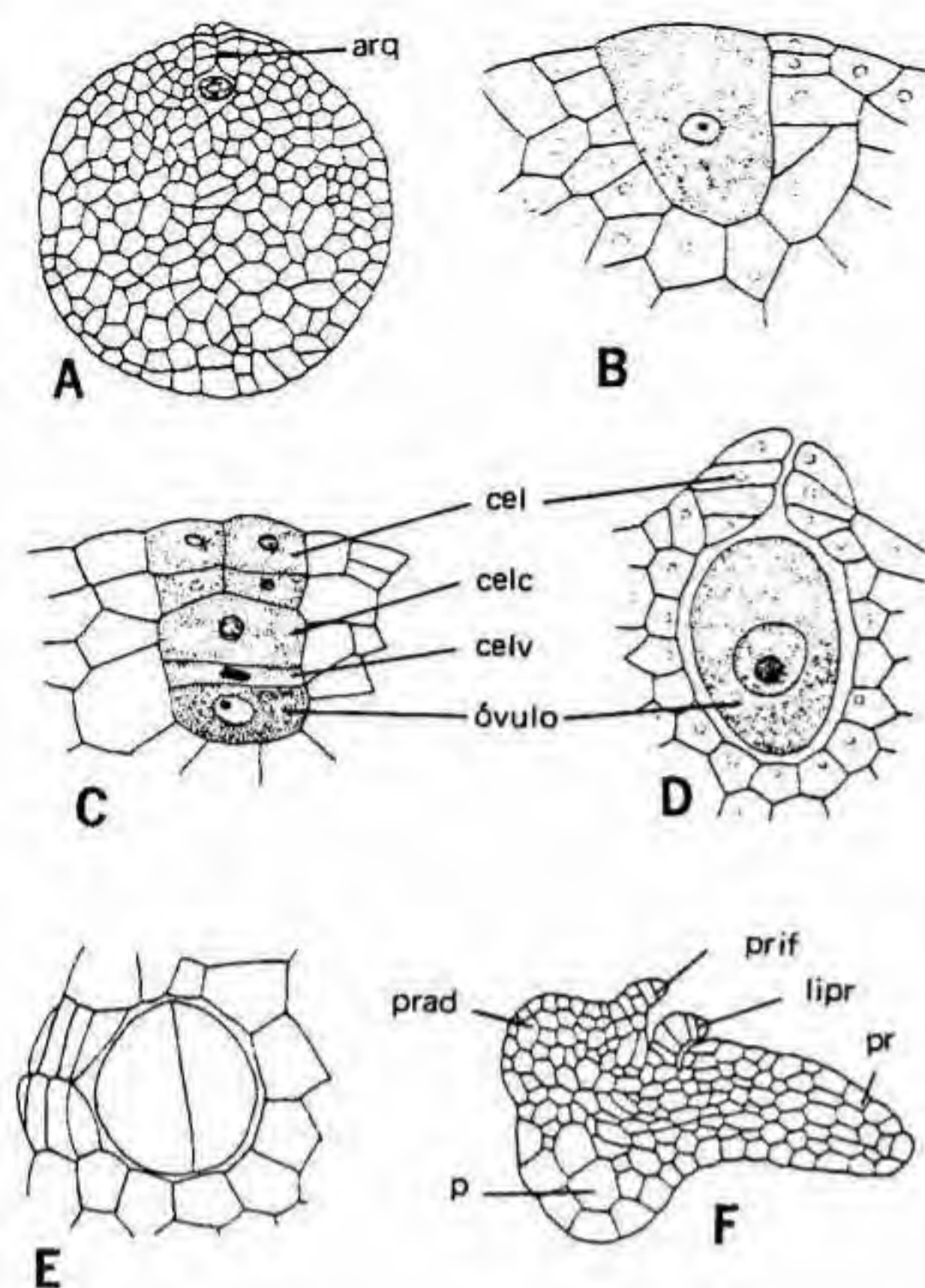


FIGURA 19-18 Desarrollo del gametófito femenino y de arquegonios de *Isoetes*: A, arquegonio único sobre la periferia del gametófito maduro, x 100; B-D, desarrollo del esporangio, x 400; E, fase bicelular del desarrollo del embrión, x 400; F, un embrión más desarrollado x 300. *arq*, arquegonio; *p*, pie; *pr*, primordio foliar; *prif*, primordio del protector de la hoja; *lipr*, lígula primordial; *cel*, célula del cuello; *celc*, célula del canal del cuello; *prad*, primordio radical; *celv*, célula del canal del vientre. (A-E, según Campbell; F, según Liebig, con permiso de *Flora*.)

oblicua respecto del eje mayor del arquegonio. Una segunda división tiene lugar en ángulo recto con la primera, produciendo así cuatro células dispuestas en un plano. Cada célula se divide varias veces para producir cuadrantes que sirven como primordios de los diversos órganos (fig. 19-18 F). Uno de los cuadrantes, localizado cerca del vientre, se diferencia originando un tejido macizo, el pie, que queda hincado en el tejido del gametófito. El segundo cuadrante, dirigido hacia el vientre, origina la hoja primaria. El cuadrante que se encuentra más próximo al cuello del arquegonio se diferencia lentamente originando el tallo, y el cuarto cuadrante produce la raíz primaria. De las células externas de la raíz embrionaria nacen pelos radicales, que pueden acabar

saliendo de la macróspora y fijando la joven plántula sobre el suelo.

En el transcurso de la maduración del embrión partiendo del cigoto, el eje longitudinal del embrión forma ángulo recto con el eje polar de la macróspora. Esta orientación es la misma en los demás licopodófitos actuales, pero es distinta de la de los helechos de la familia de las marattiáceas (véase cap. 21) y de los embriófitos (véase cap. 23). En estos últimos dos grupos, el eje longitudinal del embrión se dispone paralelamente al eje mayor del arquegonio. Este es un punto importante a tener en cuenta en cualquier estudio del origen de las semillas en las plantas, y será tratado posteriormente.

Stylites. Este género, con dos especies, se parece mucho a *Isoetes* (fig. 19-19). Está integrado por un tallo cilíndrico que se ramifica dicotómicamente por lo menos tres veces, de modo parecido a un candelabro. El ápice de cada ramificación del tallo está coronado por una roseta de hojas lineares. Las raíces se forman alrededor del extremo inferior del tallo y poseen rastros que las conectan con la estela central. Una característica especialmente notable es la existencia de los esporangios fijos lejos de la base del esporofilo. Los esporangios tienen trabéculas parecidas a las de *Isoetes*. Las microsporas son de ordinario elípticas, monorrasgadas y miden de 10 a 20 mm de diámetro. Las megásporas son subtriangulares, trirrasgadas y miden unas 500 micras.

Filogenia. Los dos géneros de las isoetales figuran entre las más particulares de las plantas vasculares. Licopodófitos típicos, tienen microfilos y poseen esporangios en posición adaxial sobre esporofilos. Los tallos, muy pequeños, suelen interpretarse como casos de extrema reducción, con mucha probabilidad, a partir de antecesores como *Pleuromeia* y *Nathorstiana*. Por presentar cierta extensión axilar y dicotomía, *Stylites* se nos aparece como menos reducido que *Isoetes*.

ORDEN SELAGINELALES. Este orden de Licopodófitos tiene representantes fósiles y actuales y data del Carbonífero. La totalidad de las plantas actuales pertenecen al género *Selaginella*. El único género fósil conocido es *Selaginellites*, cuyo nombre alude a la íntima relación que se considera en general que existe entre la planta fósil y las actuales. En efecto, al parecer, pocos cambios evolutivos han tenido lugar en la línea de *Selaginella* desde sus mismos principios. Los antecesores de *Selaginellites* son desconocidos, pero la línea en cuestión puede seguirse hasta

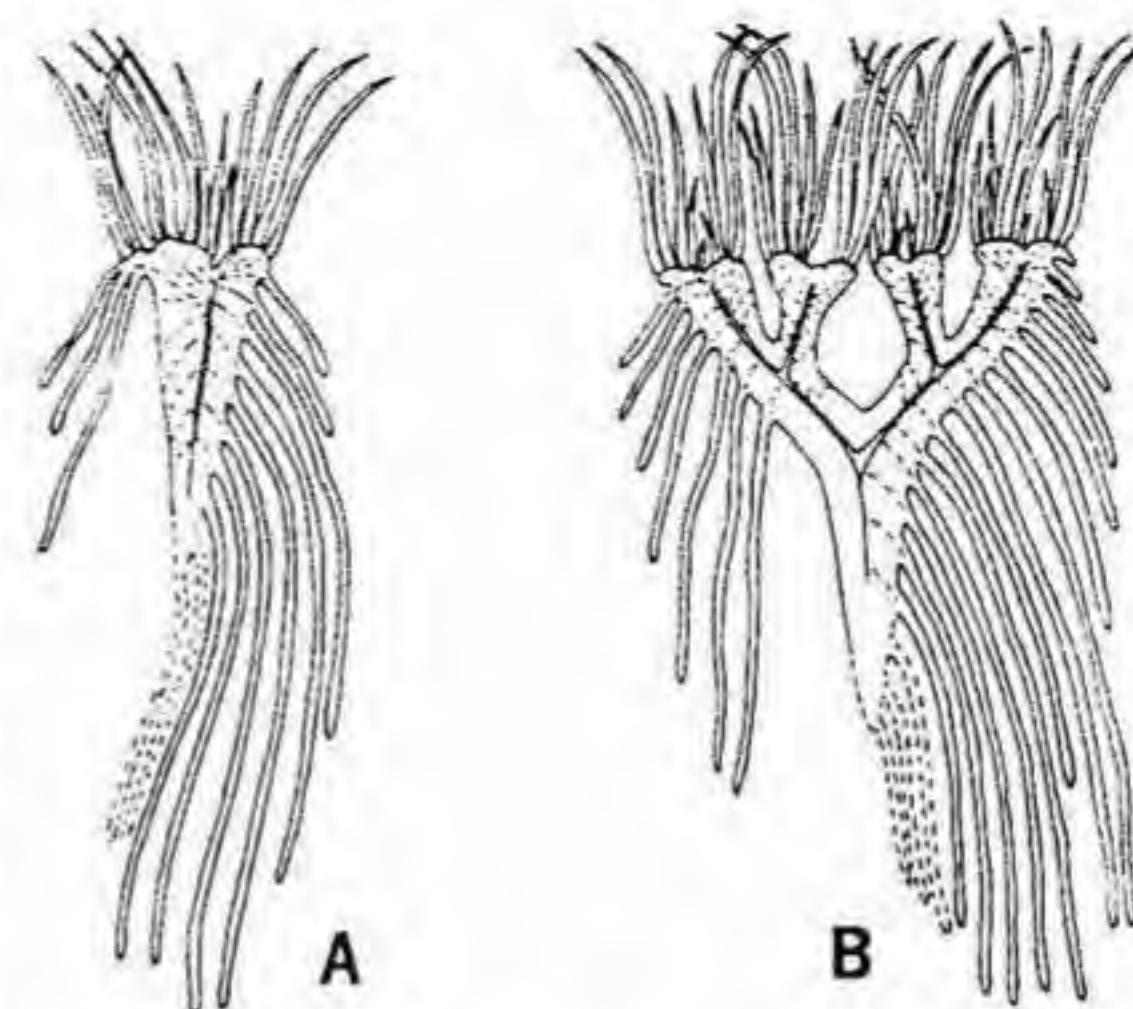


FIGURA 19-19 *Stylites*: A, vista lateral mostrando la disposición de las raíces y de las hojas sobre el tallo, x 1,3; B, vista frontal mostrando la dicotomía doble del tallo, x 1,3. (Según Rauh y Falk, "Stylites Amstutz, eine neue Isoetaceae aus den Hochlanden Perus", *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 1, Abhandlung 1959, pág. 27, fig. 13.)

unos 300 000 000 de años atrás, durante el Carbonífero.

Selaginellites. Este género está representado por restos correspondientes a partes vegetativas y a conos. El tallo es muy fino, y el tipo de ramificación varía desde el monopódico hasta el dicotómico (fig. 19-20 A). Las hojas, pequeñas y puntiagudas, están densamente dispuestas en espiral alrededor del tallo. En algunas especies, las hojas son de dos tipos distintos: hojas largas (de 1 a 2 mm), en dos filas, a cada uno de los lados, y hojas más cortas, insertas en el otro lado, en dos filas. Esta heterofilia es idéntica a la de algunas especies de *Selaginella*, en la cual las hojas largas están insertas en la parte inferior del tallo y las cortas en la parte superior.

Selaginellites es mejor conocida a partir de estudios realizados sobre sus conos (fig. 19-20 B). Estas pequeñas estructuras cilíndricas, de hasta 7 mm de diámetro y 12 mm de longitud, están formadas por esporofilos dispuestos en espiral. Tanto los macrosporangios como los microsporangios se encuentran sobre la superficie adaxial de los esporofilos, muy cerca del tallo; en algunas especies, los macrosporangios se concentran en los esporofilos inferiores; en otras, se encuentran mezclados con microsporangios en la región superior. Esta zonación de los esporangios se encuentra también en algunas especies actuales de *Selaginella*.

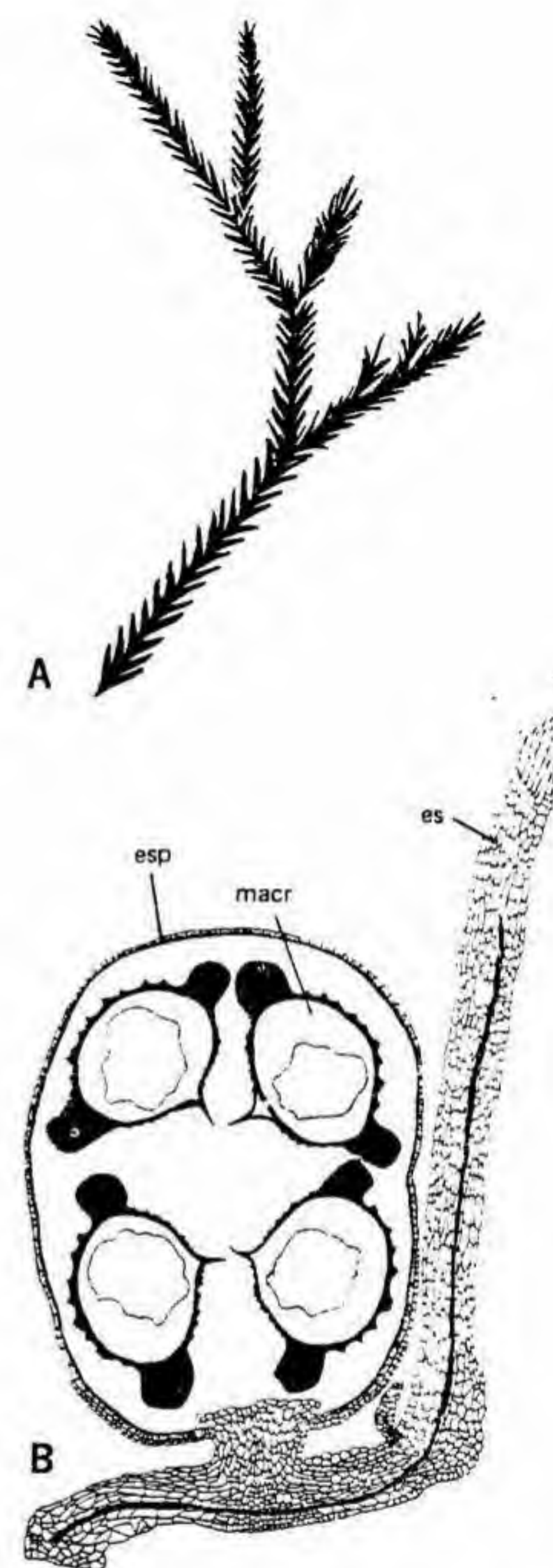


FIGURA 19-20 *Selaginellites*: A, aspecto general de un tallo ramificado; B, corte longitudinal de un esporofilo (*es*) con un esporangio (*esp*) con cuatro macrósporas (*macr*) en su interior. (A, según Halle; B, según Hoskins y Abbott, con permiso del *American Journal of Botany*.)

Por lo regular, se encuentran solamente cuatro macrósporas en cada macrosporangio. Estas son subtriangulares, trirrasgadas, provistas de un reborde ecuatorial, y oscilan entre 400 y

800 micras. Las micrósporas se presentan en grandes cantidades, y son también trirradiadas y marginadas y su tamaño oscila de 40 a 80 micras. Por muchas de sus características, la micróspora y las megásporas son muy parecidas a las de *Selaginella*, y reflejan las relaciones próximas existentes entre los miembros fósiles del grupo y los actuales.

Selaginella. Este género, con unas 700 especies, está ampliamente distribuido por toda la tierra. Muchas de las especies viven en las zonas intertropicales más húmedas, pero algunas se encuentran en las regiones templadas y unas pocas viven en climas extremos como el desértico o el subártico. En general, viven bien en lugares húmedos y sombreados, pero algunas especies pueden tolerar hábitats expuestos, como los acantilados rocosos. Algunas especies se cultivan en invernaderos y se venden en tiendas de floristería, por su aspecto de pluma.

En general, las plantas de *Selaginella* son pequeñas y delicadas (fig. 19-21). En la mayoría de las plantas, los tallos son rastreros, aunque algunas especies crecen formando pequeñas matas erectas, y unas pocas son trepadoras. La ramificación suele ser dicotómica, pero puede ser pseudomonopódica. Algunos tallos pueden alcanzar varios metros de longitud, pero en su mayoría oscilan de varios centímetros a varios decímetros. Los tallos, herbáceos y delgados, están densamente tapizados de hojas pequeñas y espinosas. Por ello, la mayoría de las selaginelas parecen musgos, y es fácil confundirlas con ellos a primera vista, en el campo.

Las hojas, pequeñas y sencillas, pueden presentar un contorno de redondeado a lanceolado y hasta filiforme (fig. 19-22 A-C). Están dispuestas en espiral, en pares decusados, o en cuatro filas longitudinales. La mayoría de las especies presenta dos filas de hojas grandes sobre la superficie inferior del tallo y otras dos filas de hojas más pequeñas unidas a su cara superior. Al parecer se trata de una modificación de la disposición en espiral, que permite una captación de la luz más eficaz. Como mencionamos más arriba, esta misma adaptación se encuentra también en algunos representantes fósiles.

Cada hoja posee un único nervio central, constituido por una banda superior de xilema con traqueidas anulares y helicoidales, y una columna inferior de floema con células cribosas. Cada rastro foliar parte de la estela del tallo sin formar ventana foliar. Existe una epidermis bien diferenciada, con estomas sobre ambas superficies

o algunas veces limitados a una de ellas. El mesofilo presenta cloroplastos y tiene grandes espacios intercelulares. En algunas especies, bajo la superficie superior se diferencia una capa de tejido empalizada.

Las hojas de *Selaginella* son parecidas a las de las lepidodendrales, pleuromeiales e isoetales por poseer también una lígula. Consiste ésta en una expansión en forma de lengua formada por la epidermis adaxial cerca de la base de la hoja. Su función es completamente desconocida, aunque puede ser secretora o colaborar a evitar la desecación del ápice caulinar y de los primordios foliares durante la primera fase de su desarrollo.

El tallo maduro de *Selaginella* tiene una epidermis bien desarrollada, córtex y estela (fig. 19-23 B), que se desarrolla ya sea a partir de una célula apical única o de un grupo de células primordiales, según la especie. La epidermis está formada por una capa de células y no presenta estomas. El córtex está constituido por grandes células parenquimáticas, y con frecuencia sus capas periféricas presentan paredes engrosadas. *Selaginella* se diferencia de la mayoría de las demás plantas vasculares por poseer un sistema de espacios aéreos atravesados por células endodérmicas alargadas denominadas trabéculas. Dichas células presentan bandas de Caspary sobre la pared radial y unen el córtex con el tejido vascular a través de dichos espacios.

La disposición del tejido vascular varía de la protostélica a la sifonostélica. Algunas especies tienen más de una estela, por lo cual son polistélicas (fig. 19-23 B). Las polistelas se extienden por el interior del espacio central, cada una de ellas unida a la parte interna de la pared cortical por medio de trabéculas (fig. 19-24). Cada una de las estelas posee el protoxilema exarca, con metaxilema originado en forma centripeta. En algunas especies de selaginelas se ha citado la existencia de tráqueas. El xilema está rodeado por varias capas de parénquima, que a su vez está envuelto por las células cribosas del floema. La estela está revestida por una capa monoestratificada de parénquima a partir de la cual irradian las trabéculas. Tanto las ramas como los rastros foliares salen oblicuamente de la estela y pasan hacia el exterior atravesando el córtex.

La raíz primaria de la plántula pronto se marchita y muere. Las raíces funcionales son todas ellas adventicias. Algunas raíces salen de la parte inferior del tallo, mientras que otras se forman en el ápice de estructuras denominadas rizóforos: apéndices en forma de puntal, que

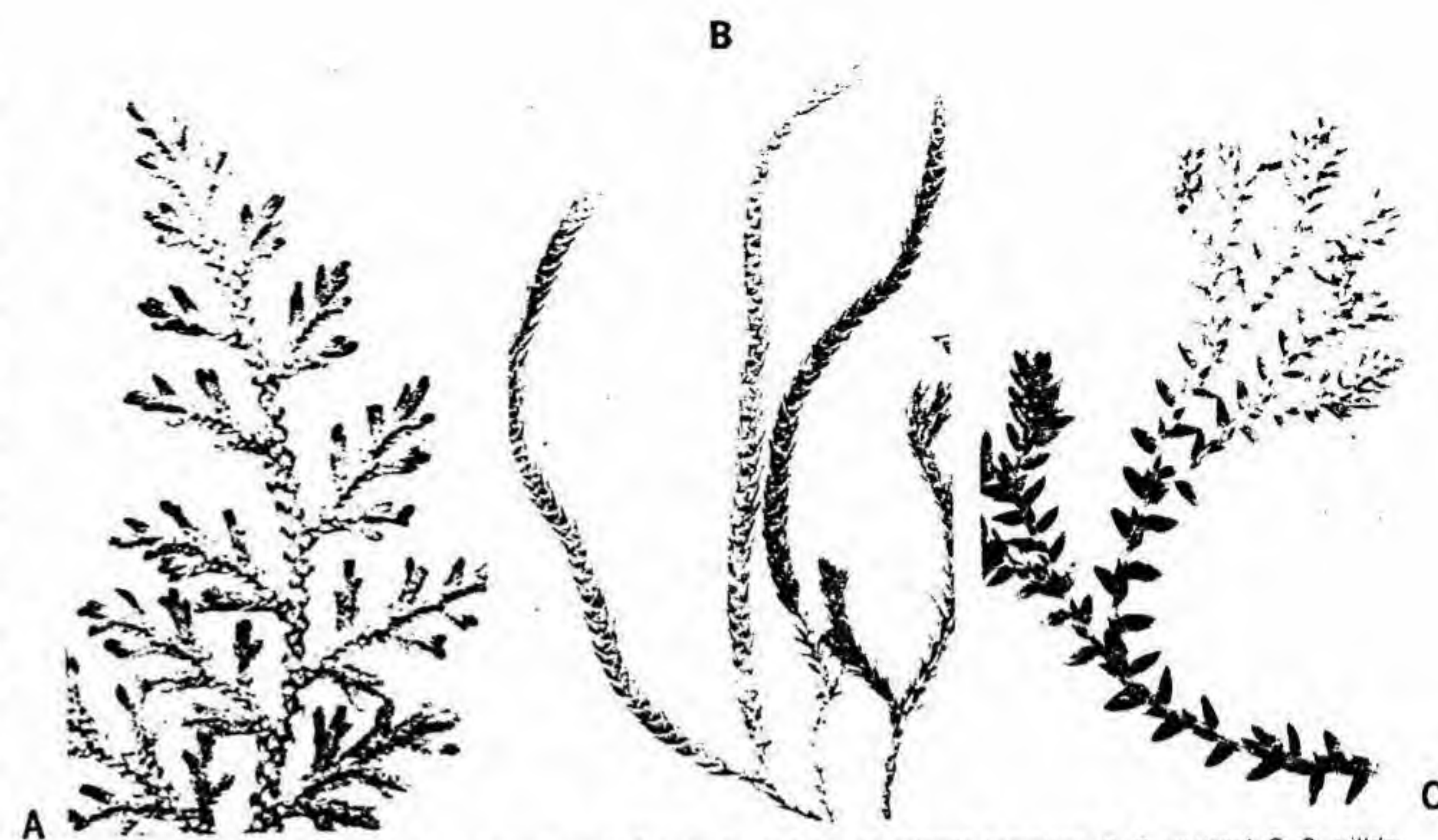


FIGURA 19-21 Tallos, hojas y estróbilos de *Selaginella*, x 1: A, *Selaginella krausiana*; B, *S. wallacei*; C, *S. willdenovii*.

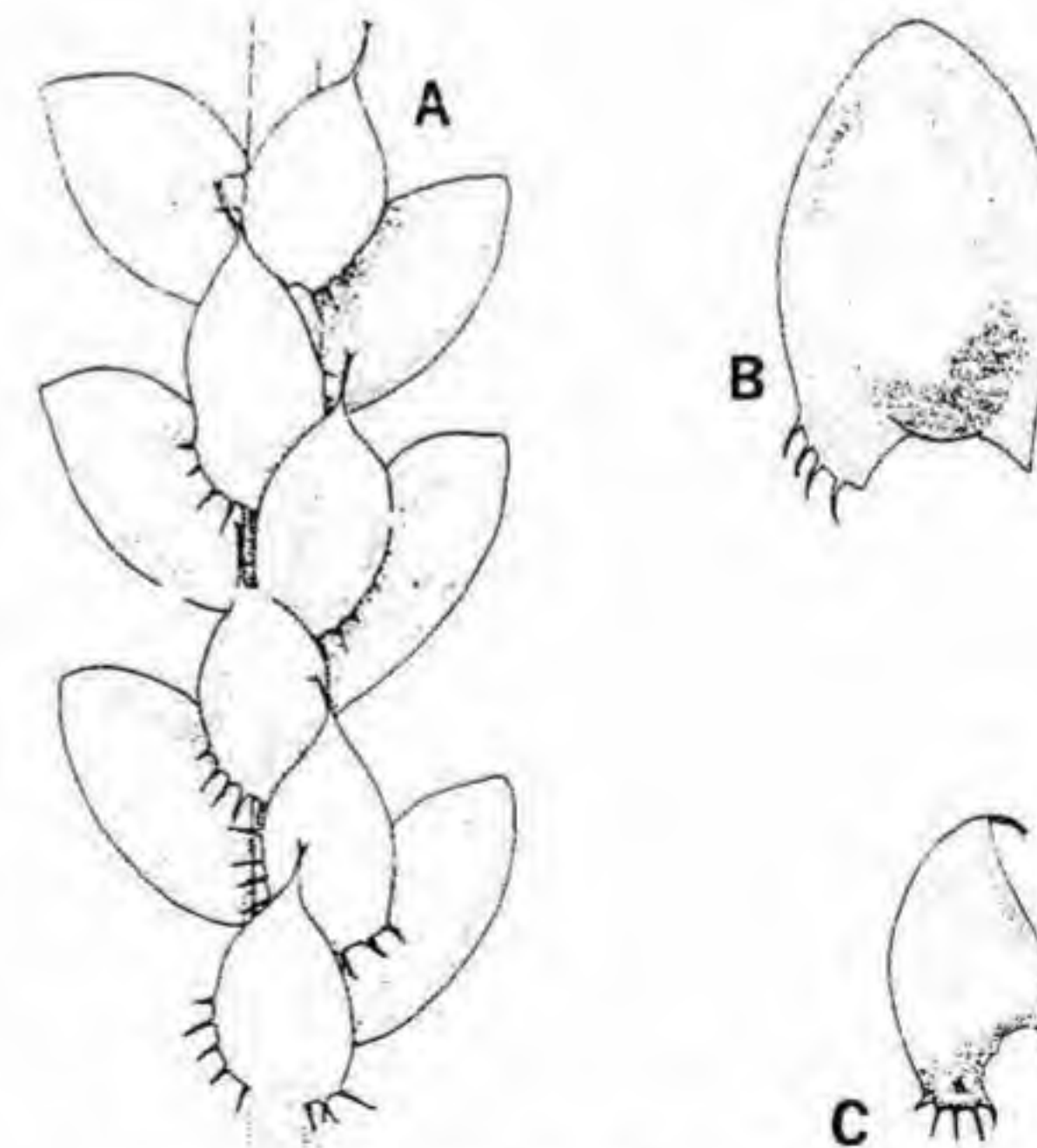


FIGURA 19-22 *Selaginella*: A, fragmento de una ramita con hojas aplanadas dispuestas en cuatro filas longitudinales, x 100; B, una hoja de una fila lateral, mostrando su limbo ancho provisto de apéndices ganchudos, x 15; C, una hoja de una de las filas superiores con un apéndice estrecho y bifido en el extremo distal y un limbo relativamente estrecho, x 15.

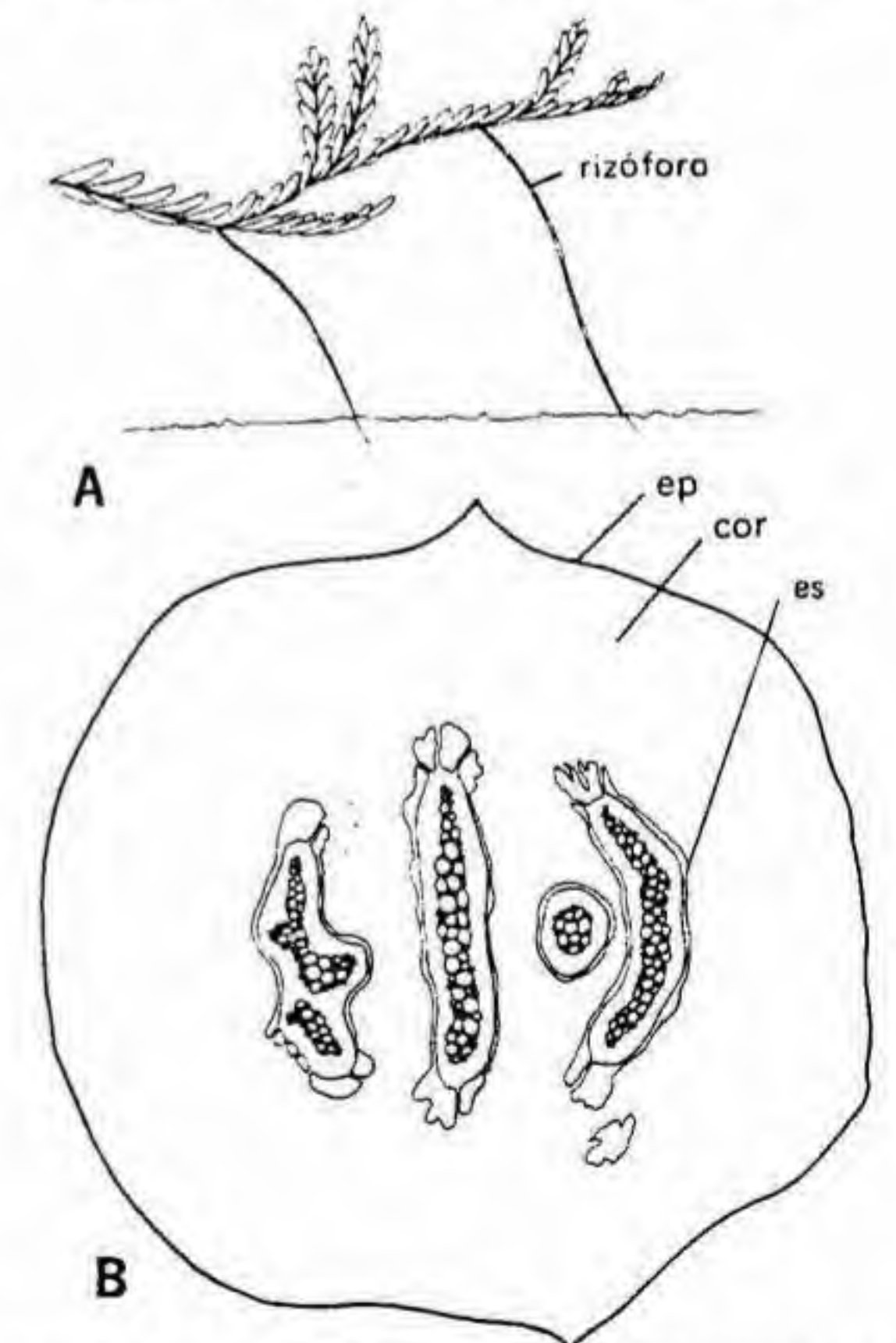


FIGURA 19-23 *Selaginella*: A, ramita con dos rizóforos que se extienden hasta el suelo, x 1; B, esquema de un corte transversal del tallo donde puede apreciarse la epidermis (ep), el córtex (cor) y la estela (es), x 40.

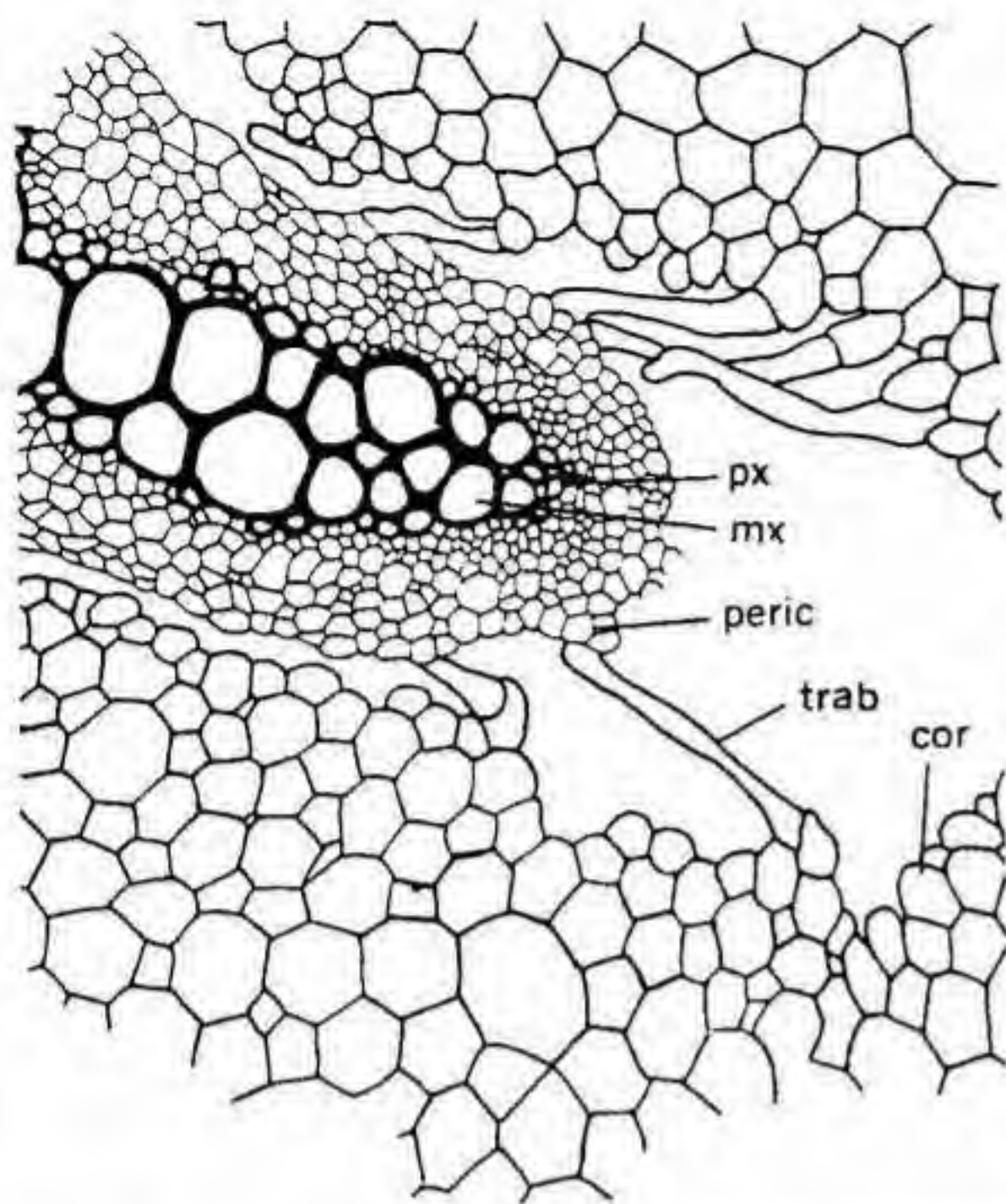


FIGURA 19-24 Corte transversal de una parte de la estela y córtex del tallo de *Selaginella*, mostrando el protoxilema exarca (px), metaxilema (mx), periciclo (peric), trabéculas (trab) y córtex (cor), x 150.

crecen hacia abajo a partir de las axilas de las ramificaciones de tallos ascendentes y se dirigen hacia la superficie del sustrato (fig. 19-23 A). Las raíces adventicias nacen del ápice del rizóforo y penetran en el suelo. En general, los rizóforos se interpretan como tallos especializados, puesto que pueden llevar tanto hojas como conos.

Selaginella es heteróspora, y los esporofilos portadores de macrosporangios y de microsporangios están reunidos en estróbilos (fig. 19-25 A). En algunos de ellos, los esporofilos están muy próximos entre sí; en otros son muy laxos. Muchas especies presentan esporofilos casi idénticos a hojas estériles, de las cuales se distinguen solamente por portar esporangios. Otras presentan esporofilos menores que las hojas estériles, y con frecuencia desprovistos de clorofila. Cada esporofilo posee una lígula igual a la de la hoja. El esporangio se origina a partir de primordios que se encuentran ya sea sobre el tallo, ya sobre la superficie adaxial del esporofilo, muy cerca de la axila (fig. 19-25 B, C). En algunas especies, los esporofilos inferiores son principalmente portadores de macrosporangios, mientras que los superiores sólo presentan microsporangios. En otros, cada tipo de esporangio se encuentra en dos filas

verticales, y en otros todavía, la distribución es al azar.

En los microsporangios se producen varios centenares de microsporas (fig. 19-25 C). Dichas microsporas, subtriangulares y trirrasmadas, están diversamente ornamentadas con gránulos, espinas y rebordes (fig. 19-25 D). Su tamaño varía de 30 a 80 micras. Por regla general, el número de macrosporas que se producen en cada macrosporangio es de cuatro, pero se han citado casos desde una sola a cuarenta (fig. 19-25 B). Las macrosporas, también subtriangulares y trirrasmadas, presentan paredes gruesas, con esculturas diversas, y su tamaño oscila entre 150 y 600 micras (fig. 19-25 E).

Los gametófitos correspondientes a ambas esporas se desarrollan endospóricamente. Además, es frecuente que los gametófitos maduren mientras las esporas se encuentran todavía en sus esporangios respectivos. En las macrosporas, el desarrollo endospórico del protalo y su retención ha sido considerado en algunos casos como un paso fundamental hacia el desarrollo evolutivo de las semillas en las plantas.

El desarrollo, tanto del gametófito masculino como del femenino, es parecido al observado ya en *Isoetes*. En la microspora, el núcleo de la meióspora se divide para formar un primordio anteridial central y una célula protálica periférica (fig. 19-26 B). El primordio anteridial se divide repetidas veces, acabando por producir un revestimiento celular monoestratificado que rodea las células espermatogénicas centrales (fig. 19-26 D). Cada una de estas últimas produce un espermatozoide, que es discoidal y provisto de dos flagelos en posición anterior. Las células de revestimiento se rompen al llegar a la madurez, con lo cual los espermatozoides quedan nadando en libertad en el interior de la pared de la espora (fig. 19-26 E). El espermatozoide sale al exterior al abrirse las esporas a lo largo de las comisuras de la marca trirrasmada.

También el gametófito femenino se desarrolla dentro de la espora mientras las macrosporas se encuentran en el esporangio (fig. 19-27 A). Al igual que en *Isoetes*, el núcleo único se divide varias veces produciendo una fase nuclear libre. La formación de paredes alrededor de los núcleos empieza exactamente debajo de la marca trirrasmada y continúa hasta que la cavidad ha quedado llena de células. A continuación los arquegonios se desarrollan sobre las regiones externas, normalmente bajo las tres suturas (fig. 19-27 B, C). Al llegar este momento, la macrospora suele haberse

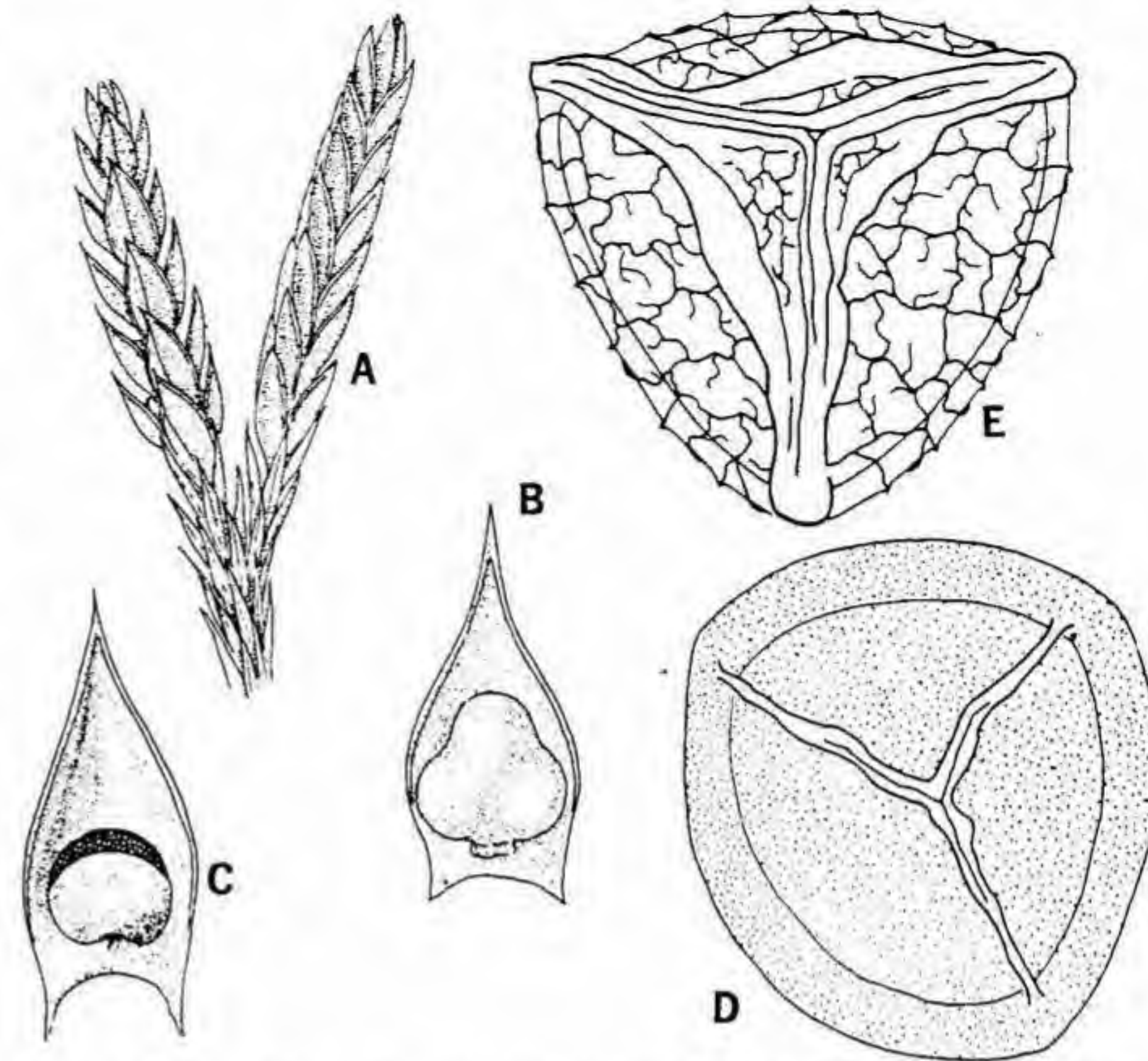


FIGURA 19-25 Organos reproductores de *Selaginella*: A, estróbilos tetragonos en los ápices de dos ramas, x 4; B, superficie adaxial de un macrosporofilo, con un macrosporangio trilobulado, debido a la forma de tres de las macrosporas que encierra, x 20; C, un microsporofilo con el microsporangio dehiscente por una fisura a través de la cual puede observarse una masa de microsporas, x 20; D, microspora, en la que pueden verse la cicatriz trirrasmada bien diferenciada y el reborde externo de la pared, x 100; E, macrospora mostrando la gruesa pared y los engrosamientos junto a las tres suturas, x 200.

abierto siguiendo las tres suturas, y el protalo del gametófito ha emergido de ella. Cada arquegonio está implantado en el protalo y comprende cuatro filas de células del cuello, una célula del canal del cuello, una célula del canal del vientre y un óvulo. Al llegar a la madurez, las células del canal del cuello se desintegran, originando un canal por el cual los espermatozoides flagelados pueden acceder libremente al óvulo.

El óvulo fecundado se divide de forma transversal, originando una célula superior y otra inferior. Mediante divisiones repetidas, la célula superior origina un suspensor. Es éste una estructura cilíndrica que hunde profundamente el embrión en el protalo. La célula inferior madura, originando el embrión propiamente dicho. Este está orientado transversalmente y comprende un brote, un pie y una raíz, al igual que en *Isoetes* (fig. 19-27 D). El esporófito joven se independiza cuando la raíz acaba estableciendo contacto con

el suelo, y los tallos y hojas comienzan a ser fotosintéticamente activos.

Según parece, *Selaginella* está relacionado con los demás licopodófitos heterósperos por las características siguientes: microfilia; tallos con ramificación dicotómica o pseudomonopódica; raíces adventicias; esporangios implantados en forma adaxial sobre los esporofilos; heterosporia y lígulas sobre hojas y esporofilos. *Selaginella* está directamente relacionada con el género fósil *Selaginellites*, debido al íntimo parecido estructural existente entre ellos. No parece existir relación filogenética alguna con la línea *Lepidodendron-Isoetes*; antes bien, el tipo herbáceo y heteróspero de *Selaginellites* parece haber persistido con poca modificación desde por lo menos el Carbonífero hasta hoy. Los antecesores de la línea *Selaginellites-Selaginella* deberían buscarse entre los licopodios herbáceos del Carbonífero inferior o quizás del período Devónico. Suele

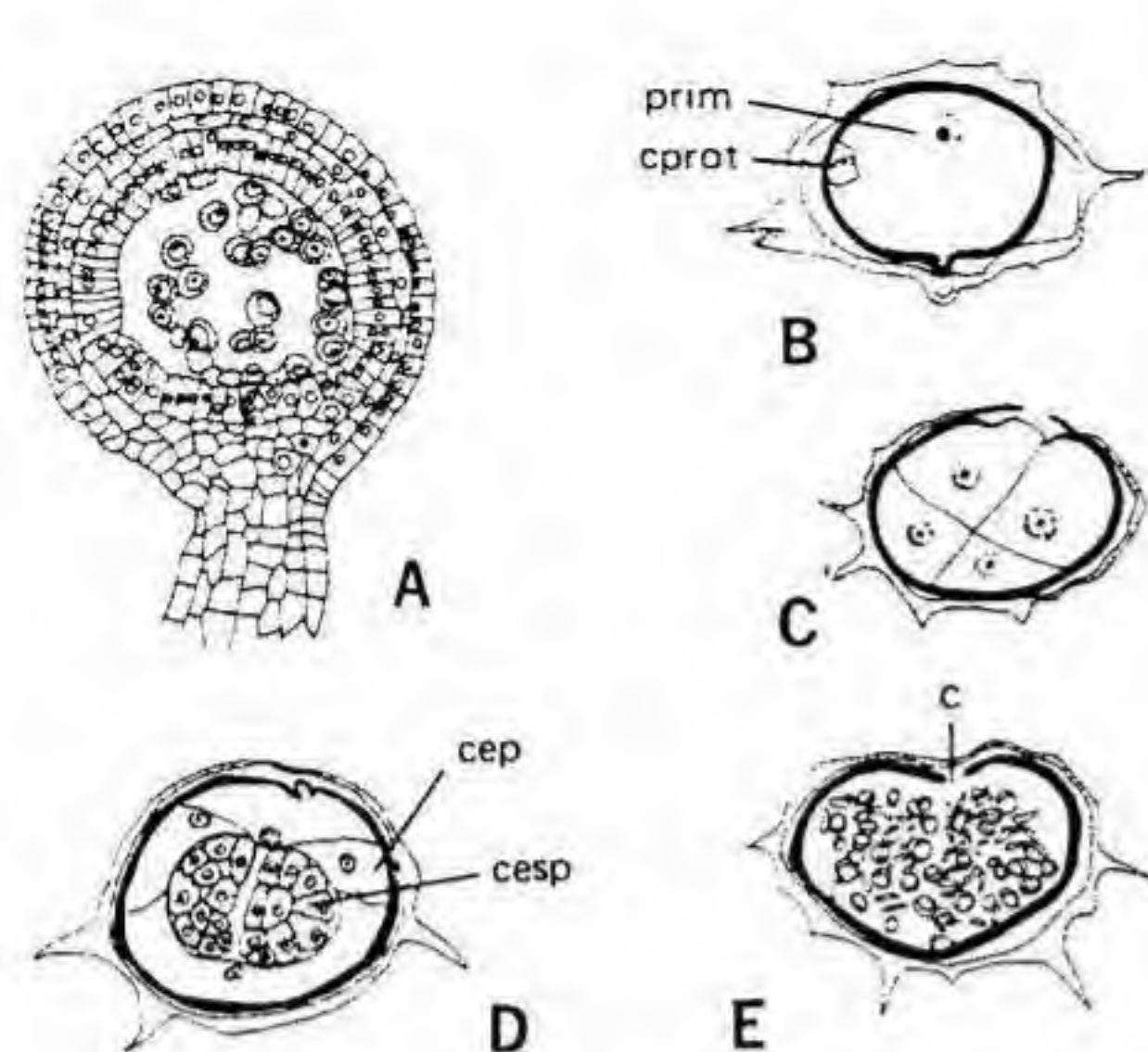


FIGURA 19-26 Desarrollo del gametófito masculino en *Selaginella*: A, corte vertical del microsporangio maduro, donde puede apreciarse la pared y las microsporas desarrollándose en el seno del fluido tapetal, x 50; B-E, fases del desarrollo de las microsporas, x 500. *prim*, primordio anteridial; *c*, comisura; *cep*, célula de la pared; *cprot*, célula protálica; *cesp*, célula espermatógena. (Según Slagg, con permiso del American Journal of Botany.)

admitirse que los licopodófitos heterósporos evolucionaron a partir de antecesores homósporos mediante cambios en el tamaño de las esporas y segregación de los sexos. Si este supuesto es cierto —y no existen pruebas fósiles directas que lo respalden— los antecesores de las dos líneas de licopodófitos heterósporos podrían encontrarse en algunas de las plantas herbáceas y aparentemente homósporas del Devónico como *Drepanophycus* o *Baragwanathia*.

ORDEN LICOPODIALES. Este orden está representado por tres géneros: *Lycopodium* y *Phylloglossum*, existentes en la flora actual y *Lycopodites*, conocido sólo en forma fósil. Las plantas de este orden se diferencian principalmente de los demás licopodófitos por ser homósporas. En muchos otros aspectos son muy parecidas a las selaginélales y, en muchos de los ejemplares fósiles, la homosporia y la heterosporia son los únicos criterios que nos permiten distinguir de forma válida las plantas de las lycopodiales de las de las selaginélales.

Lycopodites. Este género comprende restos de tallos, hojas y conos que se parecen por su forma general a los de los licopodios actuales (fig. 19-28). Los finos tallos herbáceos poseen

hojas pequeñas, dispuestas sobre ellos en espiral. Los estróbilos son cilíndricos y pequeños. Se acepta en general que estas plantas eran homósporas, aunque pocos o ningún *Lycopodites* contienen esporas de un solo tamaño. *Lycopodites* se ha encontrado desde el Carbonífero hasta épocas modernas. Al igual que en *Selaginella*, pocos cambios evolutivos parecen haber tenido lugar desde los primeros representantes hasta el actual *Lycopodium*.

Lycopodium. La distribución de los representantes de este género es prácticamente cosmopolita, pero la mayor parte de sus especies son propias de la zona intertropical. Todas ellas son plantas herbáceas y relativamente pequeñas; algunas son erectas y fruticulosas, mientras que otras son postradas y rastreras y en algunos casos, subterráneas (fig. 19-29). Todas ellas están densamente cubiertas con pequeñas hojitas escumiformes. Se conocen especies tanto epifíticas como terrestres.

El tallo acostumbra a ser ramificado dicotómicamente, aunque en algunas especies se observa ramificación simpódica o pseudomonopódica. Las que presentan tallos postrados suelen tener una ramificación principal con pequeñas ramificaciones laterales, y crecen hasta alcanzar varios metros de longitud. Todos los tallos tienen un meristemo apical macizo que se diferencia en una epidermis, córtex y estela bien definidos.

La epidermis del tallo es monoestratificada y presenta estomas parecidos a los de las hojas. El córtex es de espesor moderado, con bandas de esclerenquima en algunas especies. Por regla general se diferencia una endodermis en la cara interna del córtex, con bandas de Caspary sobre las paredes radiales (fig. 19-30). El periciclo, situado debajo de la endodermis, puede presentar de tres a seis capas de células parenquimáticas; en él se originan de ordinario las raíces adventicias.

La organización del tejido vascular es muy variable, pero los distintos aspectos que presenta se consideran en general como variaciones del tipo protostélico. La formación de surcos sobre el cilindro vascular produce distintos tipos de estela: la más frecuente es la *actinostela*, con varios brazos radiales extendidos entre el parénquima (fig. 19-30 A), y la *plectostela*, con el xilema y el floema divididos en un cierto número de placas (fig. 19-30 B). Todas las especies poseen al principio el xilema y el floema dispuestos en forma de actinostela, que en algunas especies se modifica al madurar transformándose en diversos tipos de plectostela.

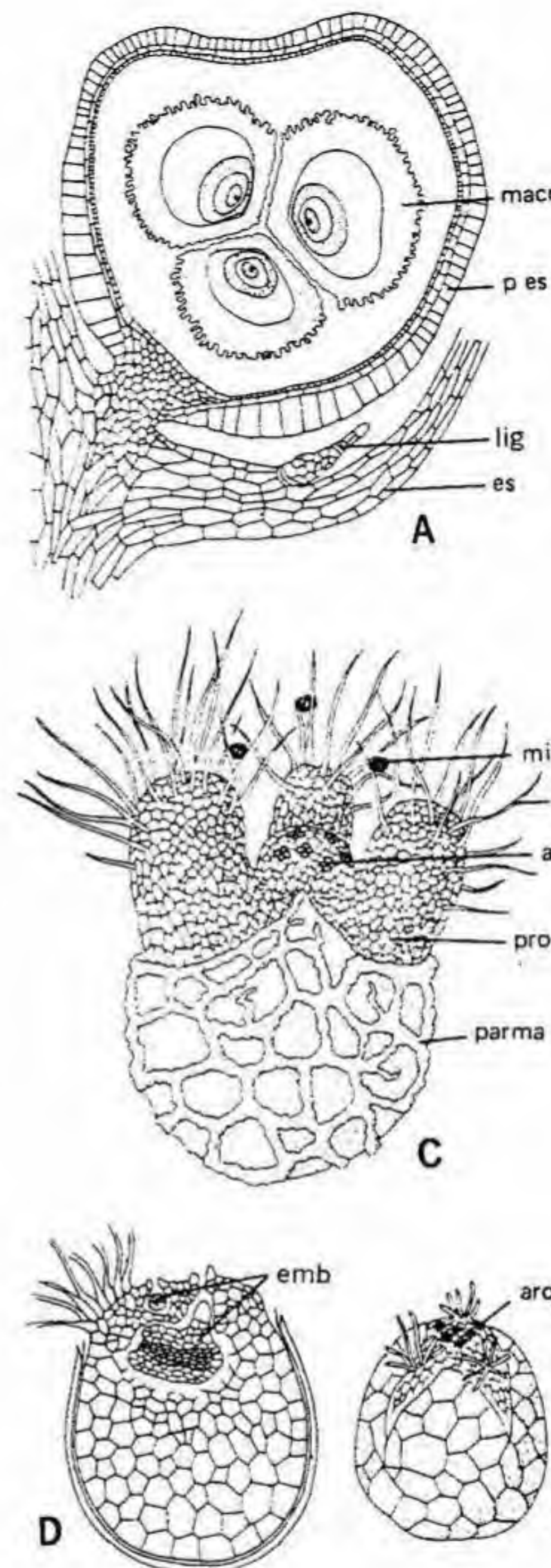


FIGURA 19-27 Desarrollo del gametófito femenino en *Selaginella*: A, corte longitudinal del macrosporangio y de tres macrosporas, x 250; B, una macrospora, con arquegonios sobre gametófitos poco desarrollados, x 500; C, protalo con arquegonios que emerge fuera de la macrospora, en el cual se observan varias microsporas retenidas en los apéndices rizoidales, x 500; D, dos embriones desarrollándose en los arquegonios (el de la izquierda se encuentra en la fase bicelular; el de la derecha ha originado ya el primordio y el pie), x 500. *arq*, arquegonios; *emb*, embrión; *lig*, ligula; *macr*, macrospora; *parma*, pared de la



FIGURA 19-28 Dos fragmentos de *Lycopodites* mostrando las hojas y los estróbilos en las puntas, x 1. (Según Geinitz.)

El xilema es todo él primario y está dispuesto en forma exarca. Las traqueidas del protoxilema presentan refuerzos anulares y helicoidales; las del metaxilema son de tipo escalariiforme, o están provistas de poros *areolados*. El floema está integrado por células cribosas con paredes transversales oblicuas y placas cribosas, entremezcladas con células parenquimáticas.

Los rastros foliares parten de las puntas de protoxilema de la estela, sin dejar intersticios foliares, y atraviesan oblicuamente el periciclo y el córtex para llegar a la base de las hojas. Cada hoja tiene un solo rastro, que constituye el nervio central. En un corte transversal del tallo se observan de ordinario muchos de estos rastros foliares, de acuerdo con el gran número de hojas que rodean el tallo.

Las hojas de la mayoría de las especies son pequeñas, de contorno por regla general

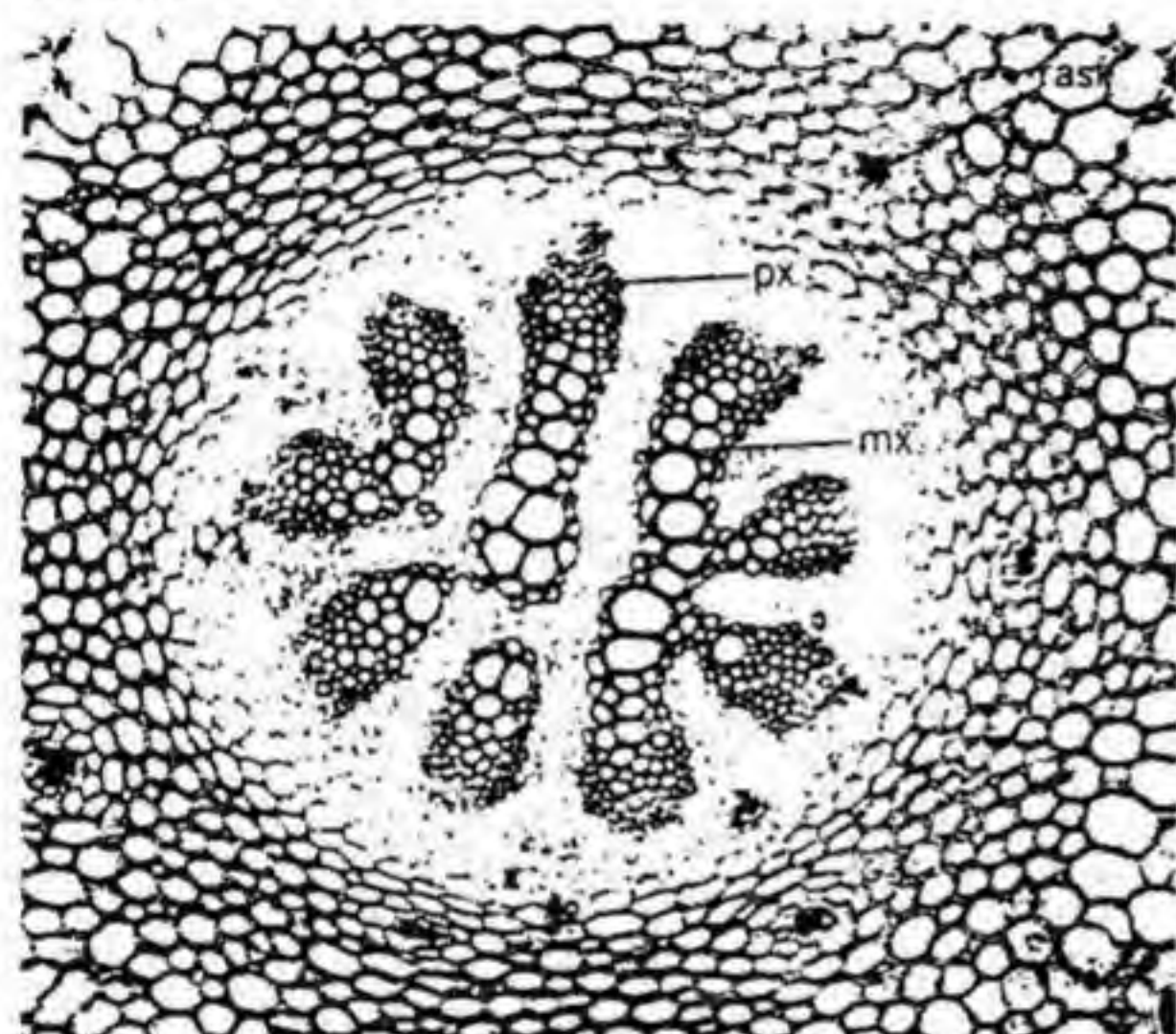
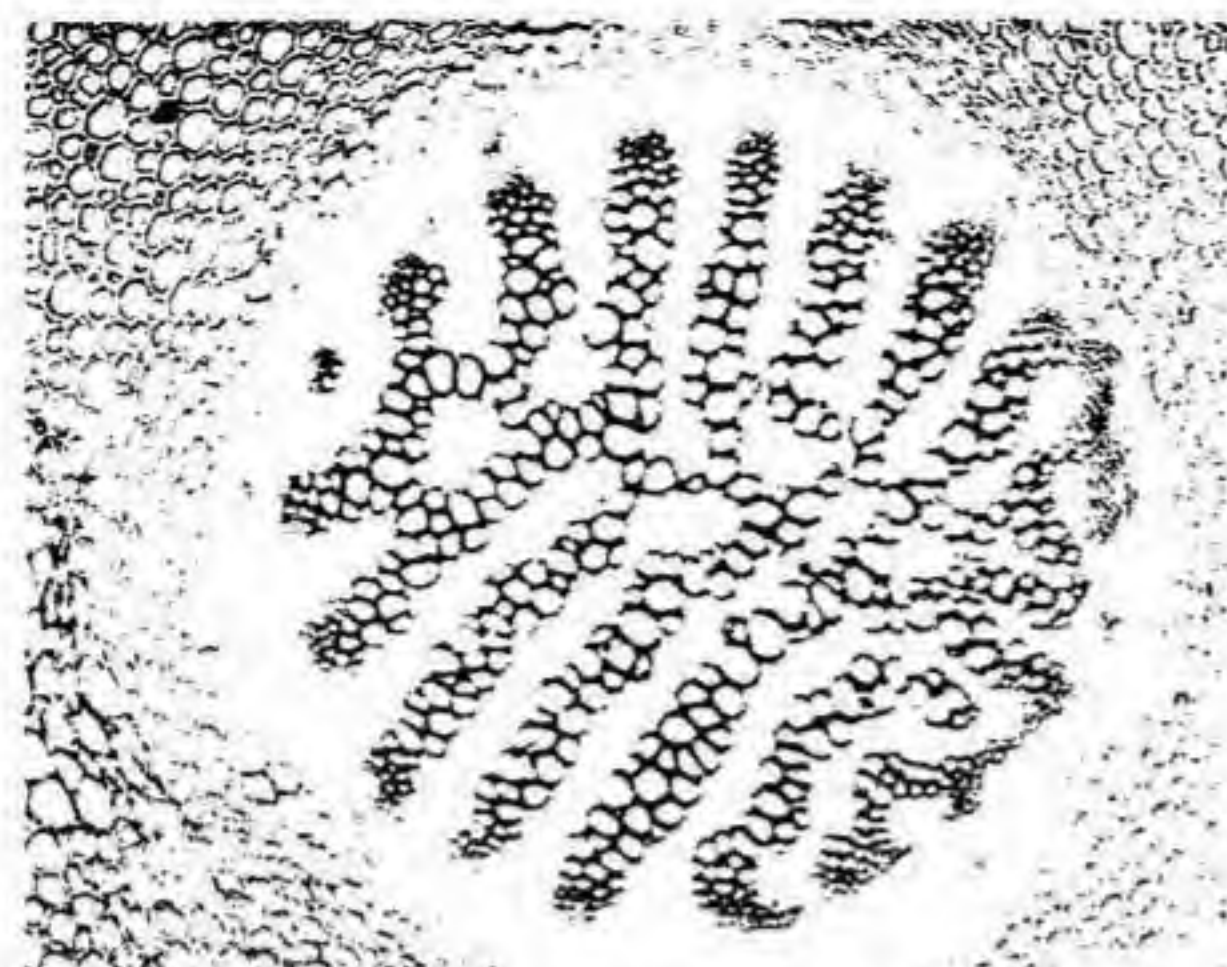


FIGURA 19-30 *Lycopodium*: Cortes transversales del tallo de dos especies (obsérvese en A, la disposición actinostélica del xilema y del floema, y la disposición plectostélica en B, x 50). *rasf*, rastros foliares; *mx*, metaxilema; *px*, protoxilema.

liares se encuentran estomas, pero en algunas especies éstos aparecen en una sola cara. Las células epidérmicas y las oclusivas presentan cloroplastos y una cutícula exterior.

En *Lycopodium* es corriente la presencia de raíces adventicias. Estas raíces parten del periciclo y se inclinan un poco al atravesar el córtex antes de salir al exterior. En algunas especies, aparecen raíces adventicias regularmente en la mitad inferior del tallo, en otras solamente en regiones terminales de éste. Cada raíz presenta de varias a muchas ramas dicotómicas. Los pelos radicales son abundantes, y se hallan reunidos a pares como resultado de una escisión del primordio epidérmico pilífero previamente a la evaginación de la pared celular.

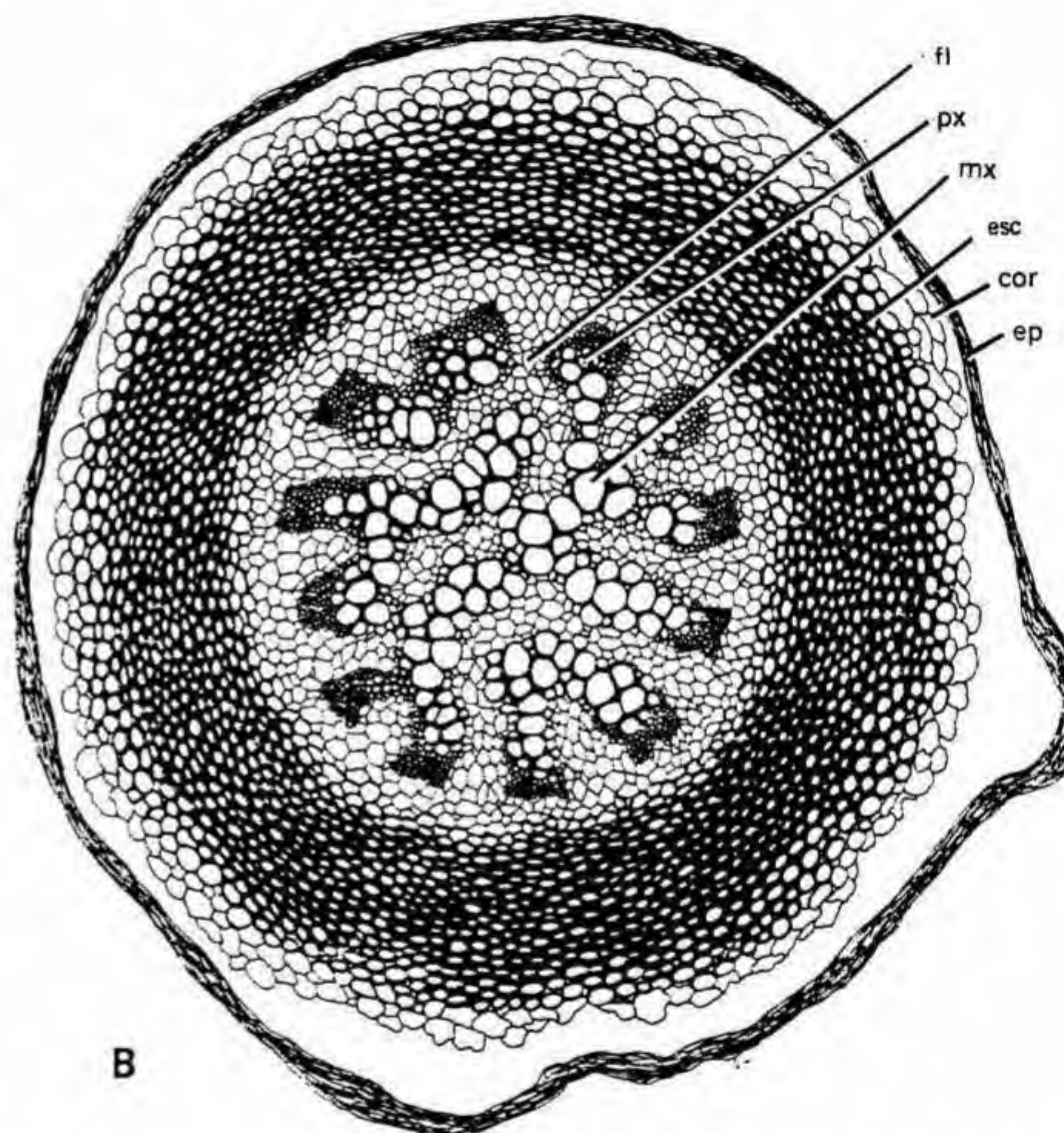
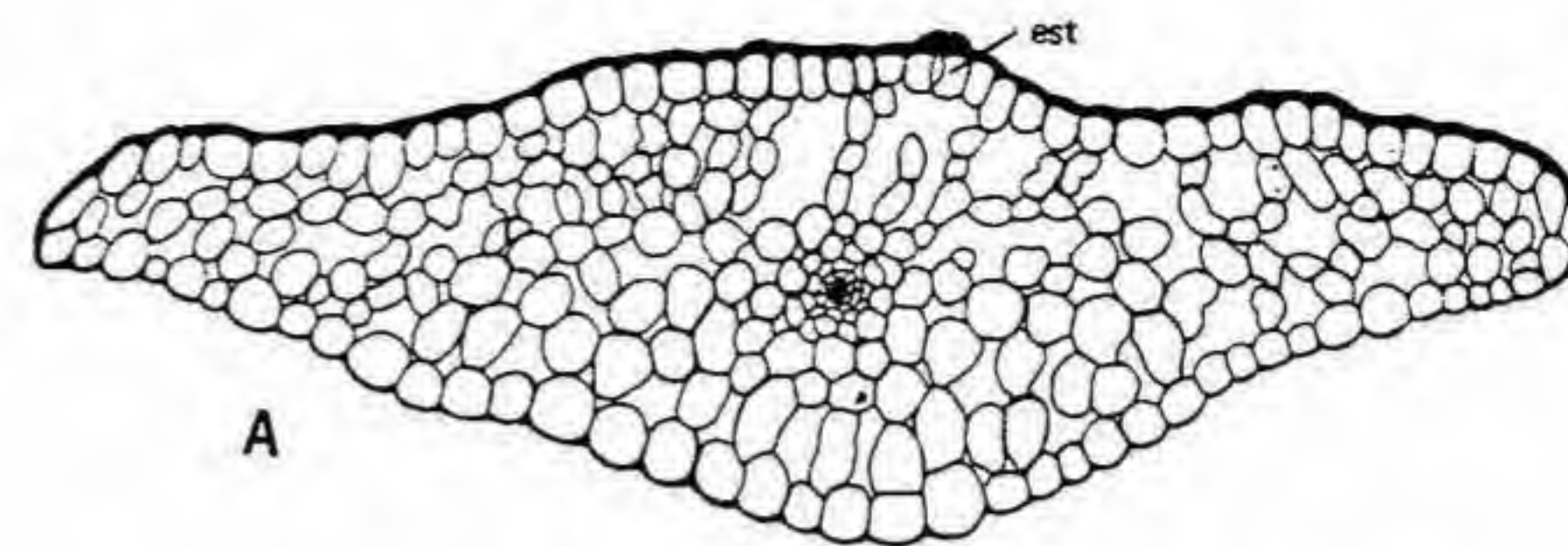


FIGURA 19-31 *Lycopodium*, x 20: A, corte transversal de una hoja, donde puede verse un estoma (*est*), el mesofilo y el nervio central; B, corte transversal de la raíz, mostrando la disposición plectostélica del tejido vascular. *cor*, córtex; *ep*, epidermis; *mx*, metaxilema; *fl*, floema; *px*, protoxilema; *esc*, esclerénquima.

La raíz comprende el córtex y la estela (fig. 19-31 B). El tejido vascular es una protostela exarca, y la mayoría de las veces diarca. Sin embargo, algunas raíces son monarcas, triarcas o tetrarcas, y, en algunas especies, la estela puede pasar gradualmente de uno a otro de estos tipos.

Todas las especies de *Lycopodium* son homósporas. Los esporangios, relativamente grandes

y reniformes, están implantados sobre la superficie adaxial de los esporofilos, normalmente cerca de la axila, como en los otros licopodófitos actuales. En algunas especies, los esporofilos son verdes e idénticos a las hojas vegetativas (fig. 19-32 B). En otros, los esporofilos son pálidos, están reducidos a pequeñas escamas y se hallan reunidos formando estróbilos. Dichos estróbilos

FIGURA 19-29 *Lycopodium*: A y B, parte del tallo y hojas de dos especies distintas, x 0,8 (B, cortesía del Chicago Natural History Museum.)

lanceolado, y unidas al tallo por una base ancha. Lo más frecuente es que la disposición sea espiral, pero en algunas especies se disponen en verticilos, y en unas pocas las hay de dos tamaños, y están implantadas en forma decusada, como se observó en *Selaginella*. El nervio único posee un xilema endarca con traqueidas espiraladas y una pequeña cantidad de floema (fig. 19-31 A). Con frecuencia, la totalidad del nervio está revestida por una endodermis. El mesofilo presenta un parénquima lagunar con cloroplastos y, en general, abundantes espacios intercelulares. Normalmente, en la epidermis de ambas superficies fo-

se encuentran en posición terminal sobre el tallo principal o sobre ramas laterales, y pueden ser sésiles o pedunculados (fig. 19-32 A). Cada esporangio está sostenido por un pequeño pedúnculo, y al llegar a la madurez se abre por un pequeño surco transversal (fig. 19-33).

La estructura de las esporas de *Lycopodium* permite ella sola identificar el género (fig. 19-34). Presentan contorno subtriangular y son trirrasmadas. La ornamentación de la pared suele presentar engrosamientos reticulados, con proyecciones en relieve en los nudos del retículo. Las esporas de algunas especies tienen una ornamentación escrobiculada o rugulada (con engrosamientos vermiformes). La zona que comprende las tres caras de contacto que se encuentran entre las tres suturas está casi siempre desprovista de ornamentación. El diámetro de las esporas varía de unas 25 a 50 micras.

Las esporas germinan en la superficie del suelo, o dentro de él, después de un periodo de reposo que puede durar de varios días a varios años. Durante su desarrollo, el protalo rompe la espura siguiendo los brazos de la sutura trirrasmada, y se establece en el suelo. El gametófito maduro varía ampliamente según la especie, pero es siempre pequeño y poco visible (fig. 19-35). Su forma varía desde irregularmente ovoide hasta en forma de zanahoria. Los que viven en la superficie del suelo son verdes y, por regla general, maduran en una sola estación, mientras que los protalos subterráneos son incoloros e infectados por hongos micorrízicos. Su maduración llega a durar un año en algunas especies.

Los anteridios y arquegonios aparecen sobre el mismo protalo, ya sea en la superficie superior, o en la base de los lóbulos (fig. 19-35). Los anteridios y los arquegonios se encuentran mezclados, en protalos de algunas especies, pero en otras se concentran cada uno en un área distinta. Los anteridios son globulosos, completamente hundidos en el protalo o ligeramente emergentes (fig. 19-36 A). Cada uno de ellos está constituido por un revestimiento monoestratificado y una masa central de células madres de los gametos, que maduran para producir los espermatozoides. Estos son fusiformes o piriformes y presentan dos o algunas veces tres flagelos en su extremo anterior (fig. 19-36 B). Los espermatozoides salen del anteridio gracias a la disolución de una de las células del revestimiento.

Los arquegonios están también inmersos en el talo, del que sólo emerge el cuello. Están formados por tres o cuatro filas de células del

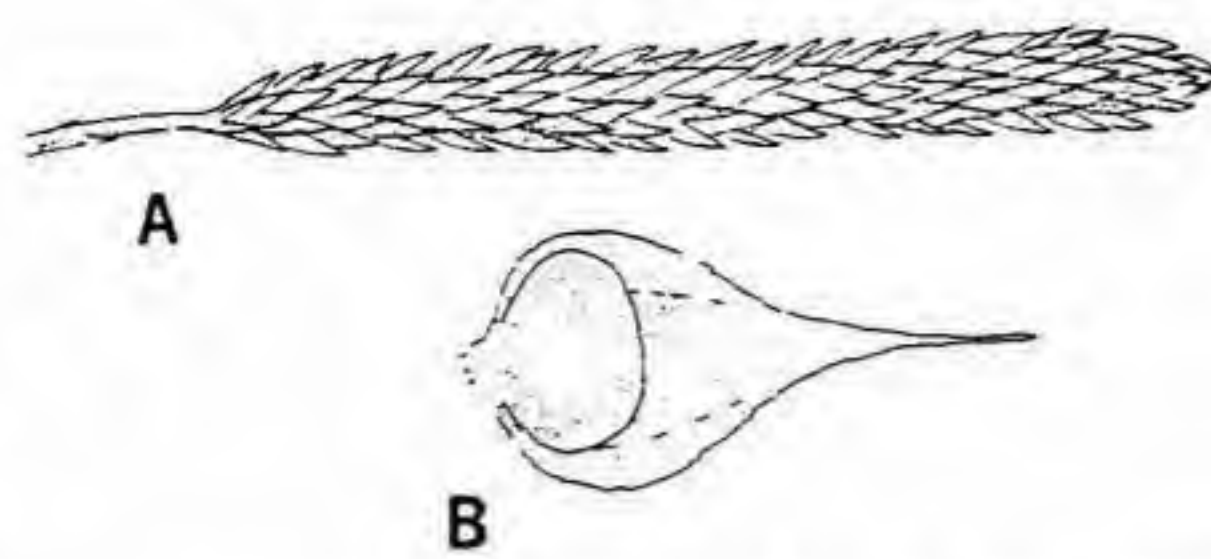


FIGURA 19-32 *Lycopodium*: A, un estróbillo con los esporofilos dispuestos en espiral, x 2; B, superficie adaxial de un esporofilo, con su esporangio, x 10.

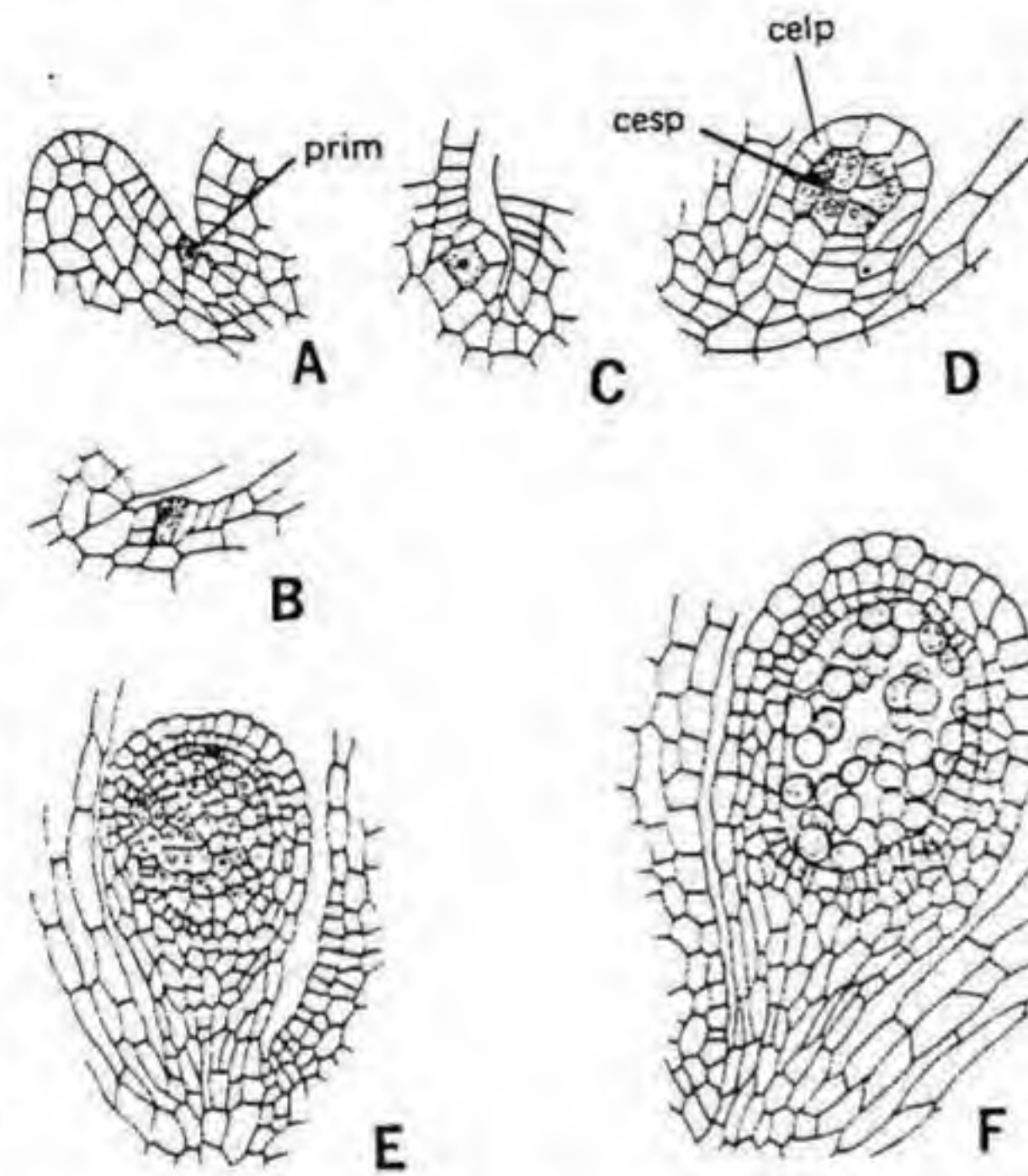


FIGURA 19-33 *Lycopodium*: Fases del desarrollo del esporangio a partir de un primordio unicelular, en A, hasta la madurez de las esporas en F, x 50, prim, primordio esporangial; cesp, células espermatógenas; celp, células parietales. (Según Bower.)

cuello, que rodean de una a trece células del canal del cuello, y una célula del canal del vientre única, bajo la cual se encuentra un gran óvulo (fig. 19-36 C). Al llegar a la madurez, las células del cuello se separan y las del canal del cuello se desintegran, permitiendo el paso de los espermatozoides directamente al óvulo del vientre (fig. 19-36 D).

El óvulo fecundado se divide transversalmente según el eje longitudinal del arquegonio, como en *Selaginella* (fig. 19-37 A). La célula hija que mira el cuello se divide para formar un conjunto de varias células denominado suspensor, mientras que la célula inferior se divide para formar el pie,

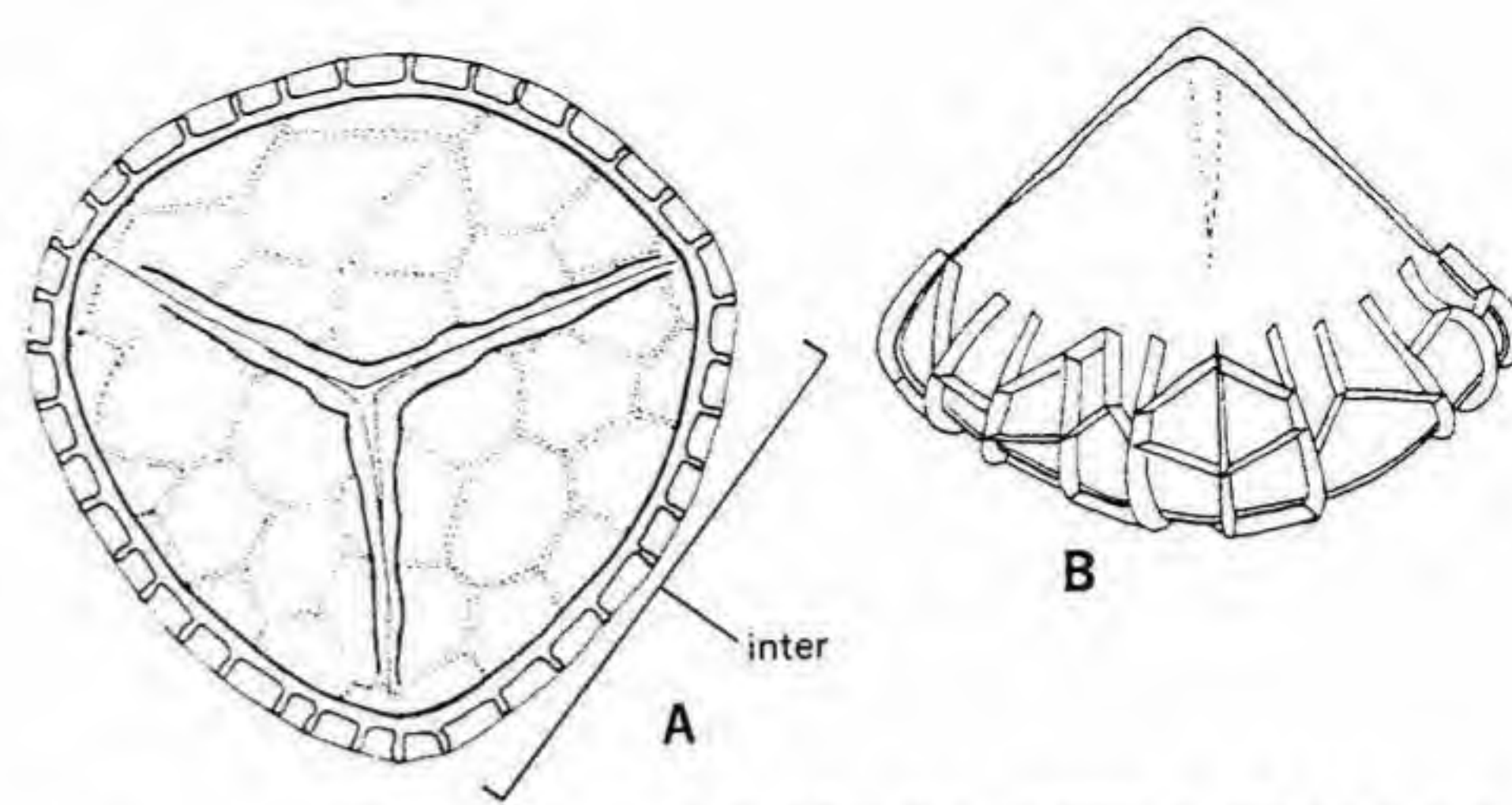


FIGURA 19-34 Esporas de *Lycopodium*, x 500: A, vista proximal, en la que se aprecian las tres suturas y las reticulaciones de la superficie distal; B, aspecto lateral mostrando las caras de contacto desprovistas de ornamentación y la reticulación de la superficie distal; inter, interrasmal.

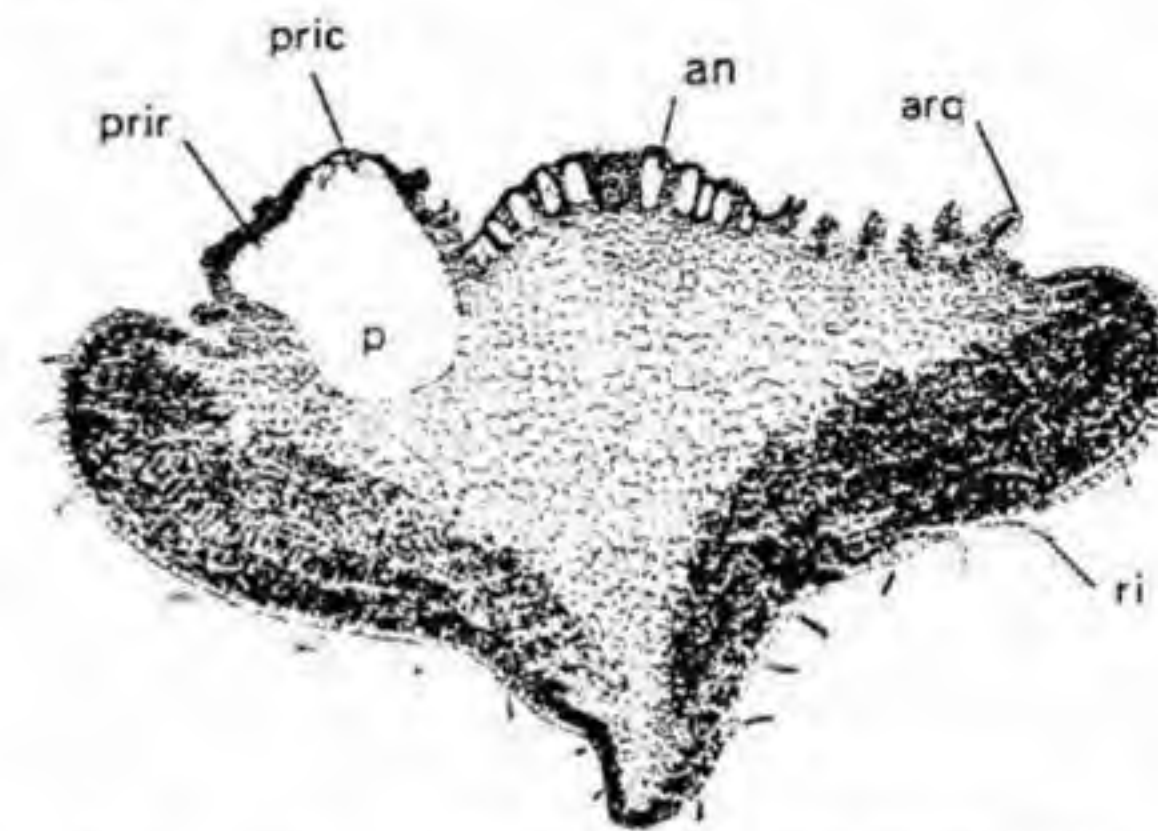


FIGURA 19-35 Corte longitudinal de un protalo de *Lycopodium*, mostrando los rizoides (ri), anteridios (an), arquegonios (arq) y un embrión provisto de pie (p), primordio radical (prir) y primordio caulinar (pric), x 8. (Según Bruchmann.)

el tallo y los primordios radicales (fig. 19-37 B). En el transcurso del desarrollo, el joven embrión no es empujado muy adentro hacia el protalo por el suspensor. Antes de salir al exterior, el embrión posee un pie considerable. El primordio radical se encuentra a un lado; y el primordio caulinar provisto de uno o varios primordios foliares, aparece en el polo opuesto (fig. 19-37 C). Incluso después de que el esporófito joven arraigue en el suelo, es frecuente que el protalo persista durante algún tiempo antes de deshacerse.

Lycopodium se reproduce vegetativamente de varias maneras. En algunas especies, se forman anualmente sobre los nuevos ápices caulinares,

bulbilos o yemas. Estos son puntas de rama aplanadas, provistas de hojas laterales de mayor tamaño. Caen en el suelo y originan directamente nuevas plantas. En otras especies, la parte más vieja del tallo muere anualmente, dejando sólo los ápices, que actúan como yemas de reposo y arraigan en la nueva estación de crecimiento. Así, en una planta con muchos ápices de ramificación, se originan cada año muchas plantas nuevas.

Por la mayoría de sus características, *Lycopodium* se parece a *Selaginella*. Ambos géneros tienen tallos herbáceos y esencialmente dicotómicos, xilema exarca, microfílos y esporangios adaxiales. Las diferencias fundamentales consisten en su reproducción homóspora y en el desarrollo protalio exospórico propio de *Lycopodium*. Según parece actualmente, *Lycopodium* habría descendido directamente de *Lycopodites* que a su vez habría derivado posiblemente de alguno de los primeros licopodófitos, como *Baragwanathia* o *Drapanophycus*. Observamos que se han producido pocas modificaciones estructurales en esta línea de evolución.

Phylloglossum. Este género presenta una sola especie, confinada a algunas regiones del sur y del oeste de Australia, de Tasmania y Nueva Zelanda. Aunque está íntimamente relacionado con *Lycopodium*, presenta varias diferencias estructurales importantes. La historia fósil del género es desconocida.

Phylloglossum, una pequeña planta que alcanza varios centímetros de altura, está constituido por un tubérculo carnoso portador de un

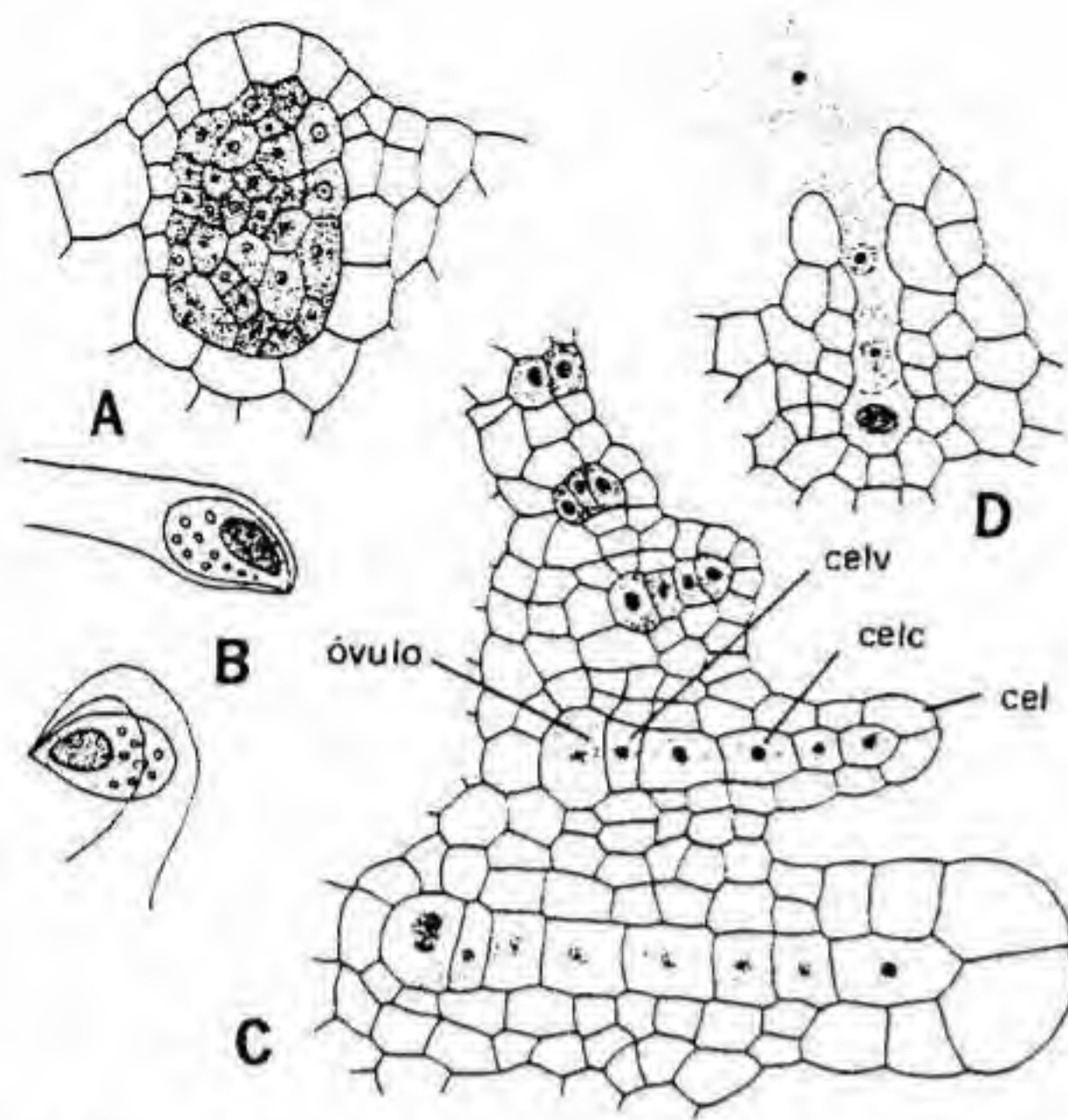


FIGURA 19-36 *Lycopodium*: A, anteridio inmaduro con las células espermatógenas centrales rodeadas por células de la pared, x 50; B, espermatozoides maduros, con sus dos flagelos, x 1000; C, fases de la maduración de los arquegonios, con las células del cuello (cel), células del canal del cuello (celc), células del canal del vientre (celv) y óvulo, x 50; D, arquegonio maduro sufriendo la lisis de sus células interiores antes de la fecundación, x 50. (Según Bruchmann, con permiso de *Flora*.)

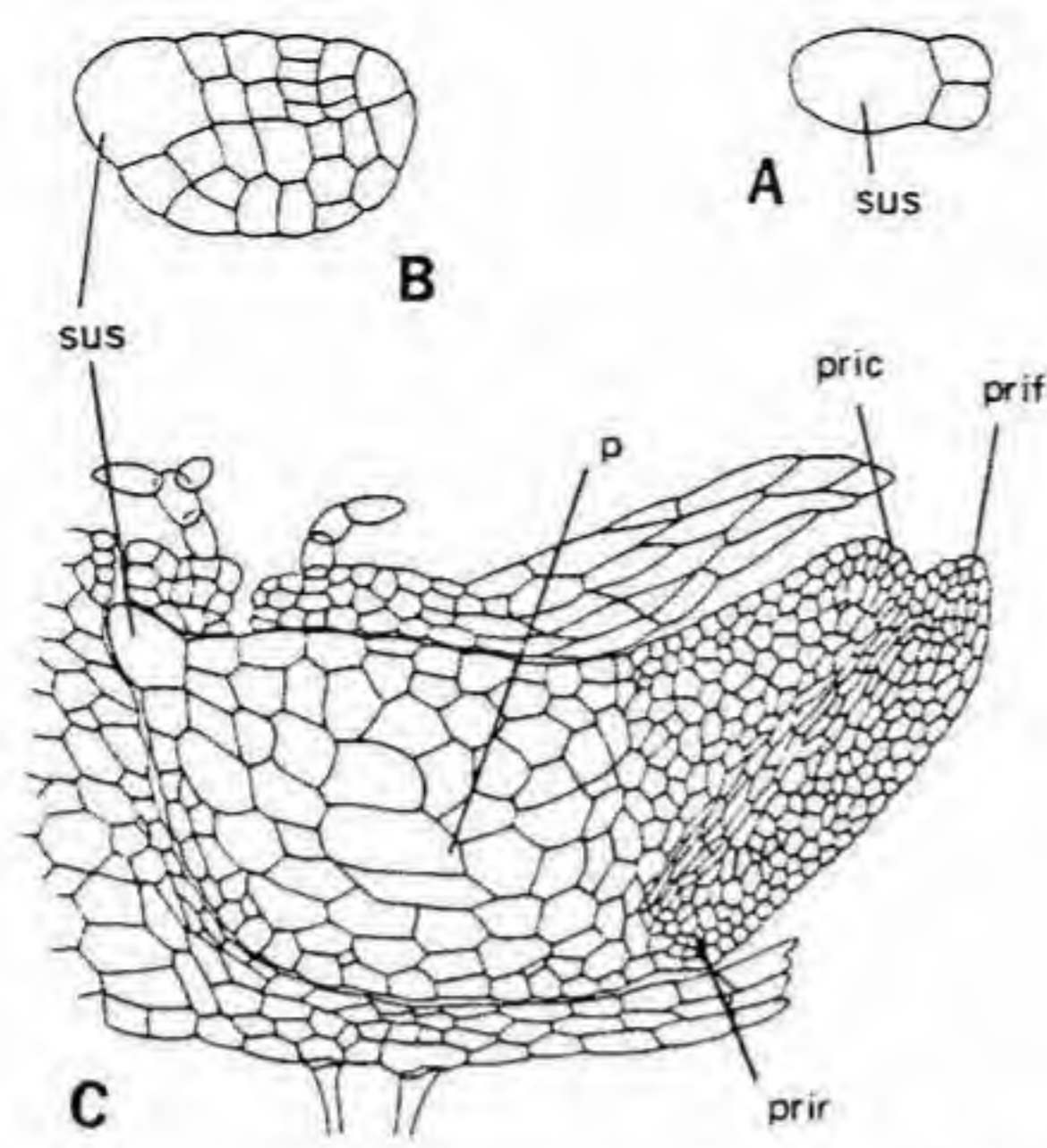


FIGURA 19-37 A-C, fases en el desarrollo del embrión de *Lycopodium*, x 30. p, pie; prif, primordio foliar; prir, primordio radical; pric, primordio caulinar; sus, suspensor. (Según Bruchmann, con permiso de *Flora*.)

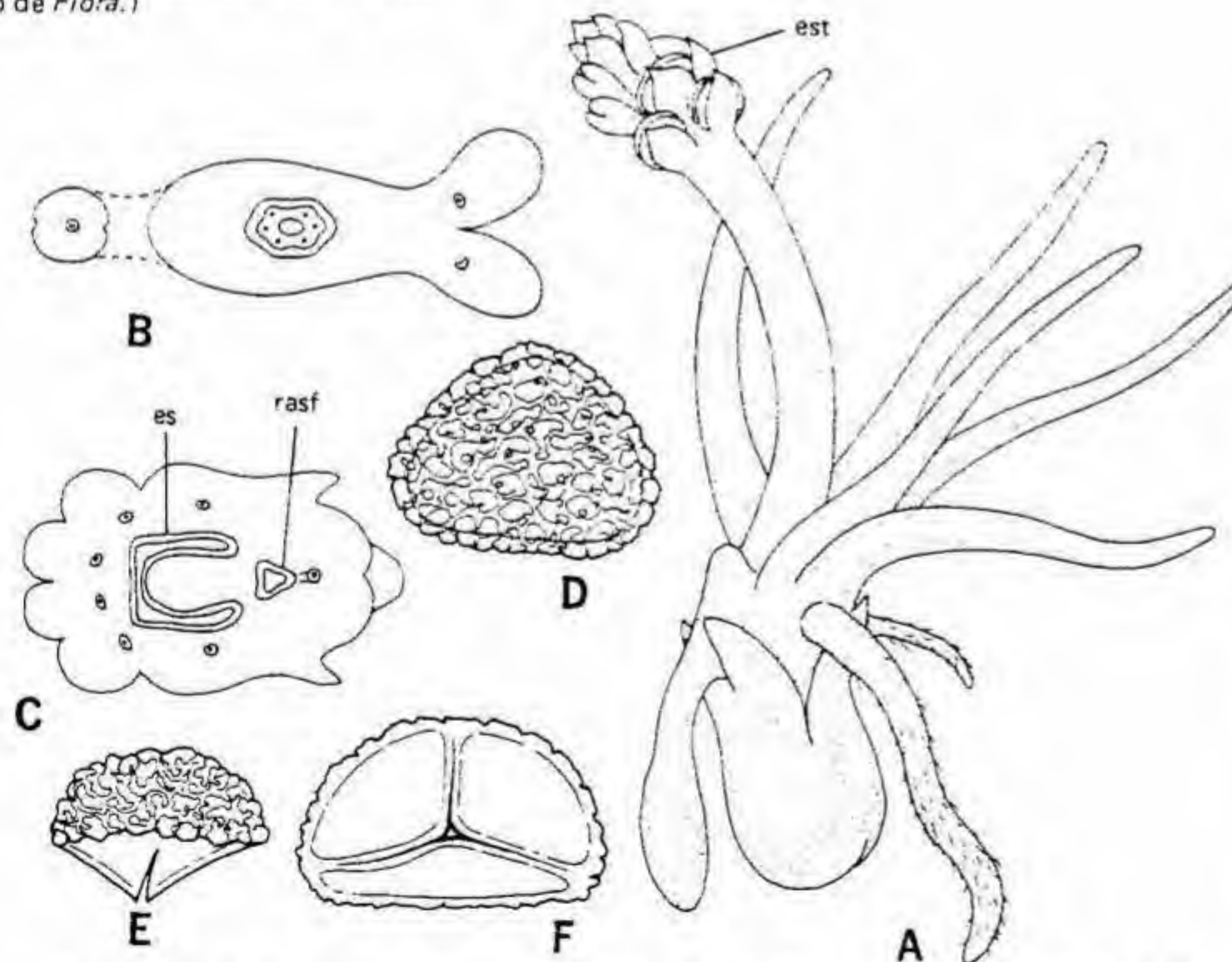


FIGURA 19-38 *Phylloglossum*: A, aspecto general, con un estróbilo (est), x 2; B, corte transversal de la base del eje estrobilar, con un rastro de un pecíolo a la izquierda, x 4; C, corte transversal practicado hacia la base del tallo, mostrando la estela (es) y un solo rastro foliar (rasf), x 4; D-F, tres aspectos de sus esporas, x 500; D, superficie distal, con su ornamentación rugulada; E, vista lateral, y F, vista proximal, mostrando ambas las caras de contacto, desprovistas de ornamentación. (Según Bertrand.)

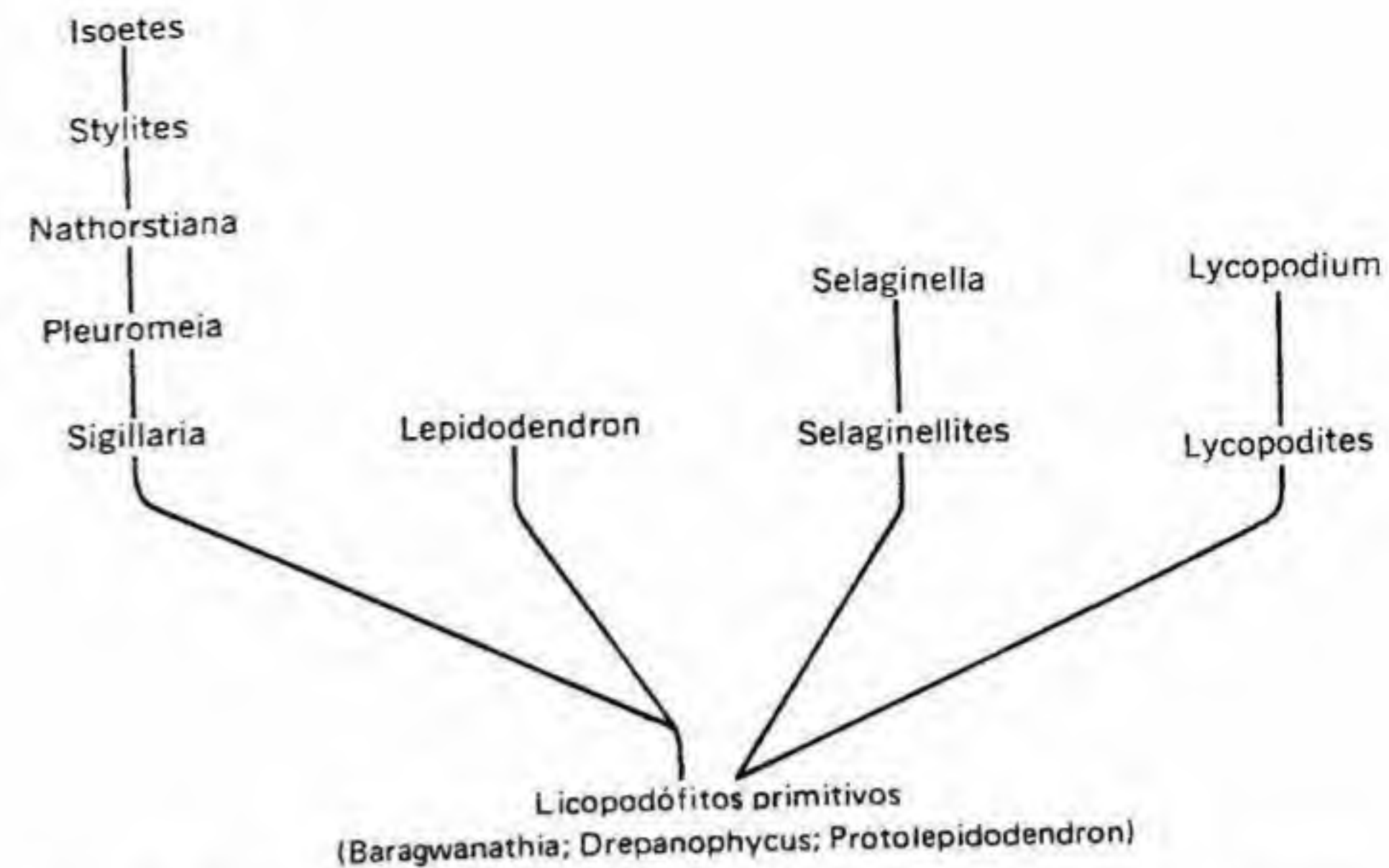


FIGURA 19-39 Representación gráfica de la probable evolución de las tres líneas evolutivas de los licopodófitos.

corto pedúnculo en su parte superior (fig. 19-38 A). Del extremo superior de dicho pedúnculo parten diversas hojas dispuestas en espiral. Una corta raíz y una rama del pedúnculo, denominada tubérculo joven, se encuentran con frecuencia implantadas lateralmente en el tallo. El tubérculo joven es la única parte que vive desde la época favorable de crecimiento hasta la siguiente. Se trata de una estructura de reproducción vegetativa, y se le ha considerado como estructuralmente homólogo de las yemas apicales de algunas especies de *Lycopodium*, y funciona de la misma manera.

El tejido vascular del tubérculo y del corto tallo de *Phylloglossum* es una sifonostela, por lo cual difiere del tejido vascular de *Lycopodium* (fig. 19-38 B). En las hojas, la estela se divide en haces vasculares dispersos con protoxilema de tipo mesarca (fig. 19-38 C).

Sobre un pedúnculo que parte del ápice del tallo se produce un estróbilo. Este está formado por esporofilos con esporangios adaxiales, que son homósporos. Las esporas son parecidas a las de *Lycopodium* y presentan gruesas ornamentaciones ruguladas (fig. 19-38 D). Al germinar originan protalos cilíndricos verdes, de 2 a 6 mm de longitud, parecidos a los protalos verdes superficiales de *Lycopodium*. Los anteridios y los arquegonios, que se producen sobre la superficie superior, se parecen de cerca a los de *Lycopodium*. El desarrollo del embrión es también inicialmente

idéntico al de *Lycopodium*, con la excepción de que en *Phylloglossum* los primordios caulinar y radical están mucho más reducidos.

Phylloglossum resulta estar muy íntimamente relacionado con *Lycopodium*, del cual se diferencia principalmente por la estructura de la estela, la posición de las hojas y la ausencia de ramificación. Probablemente, *Phylloglossum* es un licopodio reducido, como lo atestiguan la sifonostela, el xilema mesarca y el tallo tuberoso reducido.

FILOGENIA DE LOS LICOPODÓFITOS

Los datos acumulados indican que dentro de la división licopodófitos se han seguido tres líneas principales de desarrollo evolutivo, como puede verse en la figura 19-39. No intentaremos aquí escoger ningún licopodófito antiguo en particular como punto de partida para el desarrollo probable de ninguna de las líneas, puesto que las pruebas a favor de las distintas relaciones son muy escasas. Sin embargo, a pesar de ello, las tres líneas de evolución están bastante bien documentadas en el registro fósil. Sin duda, las futuras investigaciones, y en particular las dedicadas a los primeros licopodófitos, arrojarán mucha luz sobre los acontecimientos iniciales de las principales líneas de este grupo.

Todos los licopodófitos iniciales resultan ser

homósporos. Probablemente no apareció la heterosporia hasta alguna época situada en la última parte del Devónico, en donde se encuentran macrosporas dispersas en algunas rocas con fósiles de plantas. La heterosporia parece haberse establecido de forma independiente tanto en la línea evolutiva lepidodendrales-*Isoetes* como en la *Selaginellites-Selaginella*. En cambio, la homosporia debió mantenerse en la línea *Lycopodites-Lycopodium*, ininterrumpidamente desde los primeros licopodófitos.

Para el establecimiento de la heterosporia a

partir de la homosporia se necesitarían dos modificaciones estructurales: la aparición de dos tamaños distintos de espora; y la segregación de las células sexuales, con los anteridios exclusivos de los protalos de la microspora y los arquegonios restringidos al protalo de la macrospora. No se sabe cómo se realizó esta transformación, o hasta qué punto esto ha sido complejo o largo. Pero la heterosporia se estableció en varios otros grupos de plantas vasculares durante la primera fase de su evolución, indicando que este tipo de transformación no es exclusivo de los licopodófitos.

BIBLIOGRAFIA

- Amstutz, E., "Stylites, a New Genus of Isoetaceae", *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 44: 121-123 (1957).
- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 214-255.
- Banks, H. P., "Notes on Devonian Lycopods", *Senckenbergiana*, 41: 59-88 (1960).
- Barclay, B. D., "Origin and Development of Tissues in the Stem of *Selaginella wilidenovii*", *Bot. Gaz.*, 91: 452-461 (1931).
- Bertrand, C. E., "On the Development and Morphology of *Phylloglossum drummondii*", *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 176 (11): 665-678 (1885).
- Bower, F. O., "Studies in the Morphology of Spore-Producing Members: Equisetineae and Lycopodineae", *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 185 B: 473-572 (1894).
- Chaloner, W. G., "On the Megaspores of Four Species of *Lepidostrobus*", *Ann. Bot., N. S.*, 17: 263-293 (1953).
- "A Carboniferous *Selaginellites* with *Densosporites* Microspores", *Palaeontology*, 1: 245-253 (1958).
- Dunlop, D. W., "Notes on the Cytology of Some Lycopoids", *Bull. Torrey Bot. Club*, 76: 266-277 (1949).
- Eggert, D. A., "The Ontogeny of Carboniferous Arborescent Lycopoids", *Palaeontographica*, 108 B: 43-92 (1961).
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 130-190.
- Graham, R., "An Anatomical Study of the Leaves of the Carboniferous Arborescent Lycopods", *Ann. Bot.*, 49: 587-608 (1935).
- Harvey-Gibson, J., "Contributions Toward a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella* Spr.", *Ann. Bot.*, 8: 133-206 (1894); 10: 77-88 (1896); 11: 123-155 (1897); 16: 449-466 (1902).
- Hirmer, M., *Handbuch der Paläobotanik*. Vol. 1: *Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta*. Munich y Berlín: R. Oldenburg (1927).
- "Rekonstruktion von *Pleuromeia sternbergi* Corda. Nebst Bemerkungen zur Morphologie der Lycopodiales", *Palaeontographica*, 78 B: 47-56 (1933).
- Hsü, J., "Anatomy, Development, and Life History of *Selaginella sinensis*. I: Anatomy and Development of the Shoot", *Bull. Chinese Bot. Soc.*, 3: 75-95 (1937).

- Krishtofovich, A. N., "Discovery of Lycopodiaceous Plants in the East-Siberian Cambrian", *Doklady Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 91: 1377-1379 (1953).
- Lang, W. H., "Studies in the Morphology of *Isoetes*", *Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc.*, 59: 1-57 (1915).
- y Cookson, I. C., "On a Flora, Including Vascular Land Plants Associated with *Monograptus*, in Rocks of Silurian Age, from Victoria, Australia", *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 224 B: 421-449 (1935).
- Mägdefrau, K., "Über *Nathorstiana*, Eine Isoëtacee aus dem Neokom von Quedlinburg A. Harz", *Beih. Bot. Centralbl.*, 49: 706-718 (1932).
- Paolillo, D. J., Jr., "The Developmental Anatomy of *Isoetes*", *Illinois Biol. Monogr.*, 31: 1-130 (1963).
- Pfeiffer, N. E., "Monograph of the Isoetaceae", *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 9: 79-232 (1922).
- Potonié, R., "Synopsis der Sporae in Situ", *Beih. Geologisches Jahrb.*, 52: 1-204 (1962).
- Rauh, W. y Falk, H., "Stylites E. Amstutz. Eine Neue Isoëtacee aus den Hochanden Perus", *Sitz. Heidelberger Akad. Wiss. Jahrb.*, 1959: 1-83 (1959).
- Sporne, K. R., *The Morphology of Pteridophytes*. Londres: Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd. (1962). Págs. 50-93.
- Stewart, W. N., "More about the Origin of Vascular Plants", *Plant Sci. Bull.*, 6(5): 1-5 (1960).

DIVISIÓN ARTRÓFITOS

Las plantas que se clasifican dentro de esta división se denominan artrófitos, esfenópsidos o *articuladas*. Este último parece ser el nombre más adecuado, debido a la característica especialmente notable de estas plantas consistente en la división regular del tallo en artículos. Unida a la disposición verticilada de las hojas y de las ramas sobre los nudos, esta articulación hace de este grupo un conjunto netamente diferenciado entre las plantas vasculares.

Los artrófitos constituyen una división de plantas antigua, cuyos primeros restos fósiles corresponden al Devónico inferior. Al igual que los lycopodófitos, las articuladas fueron más numerosas y variadas en el transcurso del Paleozoico superior que posteriormente. Esta división suele subdividirse en cinco órdenes: hieniales, pseudoborniales, esfenofilales, calamitales y equisetales. Con la excepción de las equisetales, la totalidad de las plantas de esta división se conoce solamente en forma fósil. También, como en los lycopodófitos, pueden trazarse varias líneas de evolución bien definidas que parten de los primeros representantes del Devónico, pasan por los del Carbonífero, momento en que alcanzaron un máximo de desarrollo, seguido por una progresiva disminución de importancia, hasta llegar a la actualidad, en que el género *Equisetum* es el único representante.

MORFOLOGIA GENERAL

Con la excepción de los géneros más primitivos, los artrófitos poseen verdaderas raíces, tallos y hojas. Según los conocimientos

actuales, el tallo es herbáceo en todos excepto en las calamitales, del Devónico superior y del Carbonífero; las plantas de este orden tienen un porte claramente leñoso debido a la formación de tejido secundario. También con la excepción de los géneros más primitivos, el tallo está caracterizado por la presencia de articulaciones o nudos, dispuestos a intervalos regulares en toda su longitud. Las ramas y las hojas se implantan en verticilos sobre los nudos. Estas últimas varían en las articuladas desde expansiones escuamiformes extremadamente pequeñas hasta hojas planas, moderadamente grandes; sólo en unos pocos casos se conocen las raíces, que en la mayor parte de los géneros resultan ser adventicias.

En los representantes más primitivos, los órganos reproductores están constituidos por esporangios dispuestos en posición terminal sobre cortas ramas laterales. En grupos más evolucionados, los esporangios se producen sobre estructuras especiales denominadas *esporangióforos*, que se agrupan en conjuntos densos denominados *conos*, con o sin brácteas intercaladas. En esta división se conocen tanto la homosporia como la heterosporia, pero, al parecer, esta última es la más frecuente.

Gran parte de nuestra información sobre la anatomía, y sobre la estructura de los gametófitos y de los embriones, procede de investigaciones detalladas realizadas sobre el género actual *Equisetum*. Sin embargo, también se han descubierto en representantes fósiles excelentes detalles anatómicos, y particularmente en algunos géneros de calamitales y de esfenofilales. En conjunto, la información obtenida nos permite obtener un buen conocimiento de las relaciones entre los distintos géneros, por lo cual podemos dar un esbozo relativamente aceptable de la filogenia de las articuladas.

ORDEN HIENIALES. El género más antiguo es *Protohyenia*, hallado en rocas del Devónico inferior, en Siberia occidental. Una vez reconstruida, la planta nos aparece probablemente formada por un tallo cilíndrico postrado (que no ha podido ser observado) con ramas erectas que parten de su superficie superior (fig. 20-1 B). Las ramas erectas, no ramificadas, presentan apéndices laterales furcados hacia el ápice. Unas ramas laterales son estériles y probablemente corresponden a los órganos fotosintetizadores, otras llevan esporangios ovalados de unos 3 mm de longitud. Los esporangios están implantados en posición terminal sobre ramas finas, en número de dos, tres o cuatro.

El tallo y las ramas de *Protohyenia* carecen de articulaciones, y la ramificación es sólo débilmente verticilada, si es que realmente lo es. Por ello, faltan aquí las características distintivas de las articuladas de épocas posteriores, y algunos investigadores consideran la inclusión de este género entre los artrófitos como un ensayo. Es principalmente el parecido de *Protohyenia* con dos otros géneros del Devónico medio, *Hyenia* y *Calamophyton*, lo que ha impulsado la inclusión de *Protohyenia* dentro de las articuladas.

Hyenia. En muchos aspectos esta planta es parecida a *Protohyenia*, pero es hasta cierto punto más complicada (fig. 20-1 A). *Hyenia* posee un rizoma bien diferenciado y numerosas ramas erectas que parten de su superficie superior. Por lo menos en una especie existen raíces que se extienden hacia abajo a partir de la parte opuesta del rizoma. Los tallos erectos poseen ramas laterales tanto estériles como fértiles. Las ramas estériles se bifurcan dicotómicamente varias veces y terminan en puntas estrechas dirigidas hacia la periferia. Los apéndices fértiles se ramifican también dicotómicamente y sostienen los esporangios en los ápices, inclinados hacia el eje. *Hyenia* carece de tallo articulado pero presenta una relación más íntima con las demás articuladas debido a la presencia de hojas y de esporangios verticilados.

Calamophyton. Se han encontrado algunas impresiones fósiles extremadamente finas de esta planta, que han permitido obtener excelentes reconstrucciones (fig. 20-2). El tallo está formado por un eje principal, con ramificaciones producidas a poca altura y de forma digitada. Cada una de estas ramas sufre otras ramificaciones dicotómicas o monopósicas. Algunas partes del tallo principal presentan bandas transversales. Aunque estas bandas recuerdan superficialmente las articulaciones o nudos, no presentan verticilos de ramas ni de hojas, como ocurre con las articulaciones de otros órdenes de articuladas, por lo cual no suele concedérseles la consideración de nudos verdaderos.

En posición lateral sobre el tallo se encuentran apéndices estériles y apéndices fértiles. Los primeros alcanzan hasta 10 mm de longitud y se ramifican dicotómicamente de dos a cuatro veces. Cada rama termina en lóbulos escotados, más o menos aplanados, que en general se consideran homólogos de hojas (fig. 20-3). Cada rama fértil se divide en una rama superior y otra inferior (fig. 20-4). A su vez, cada una de ellas presenta tres ramas laterales, rematadas cada una por dos

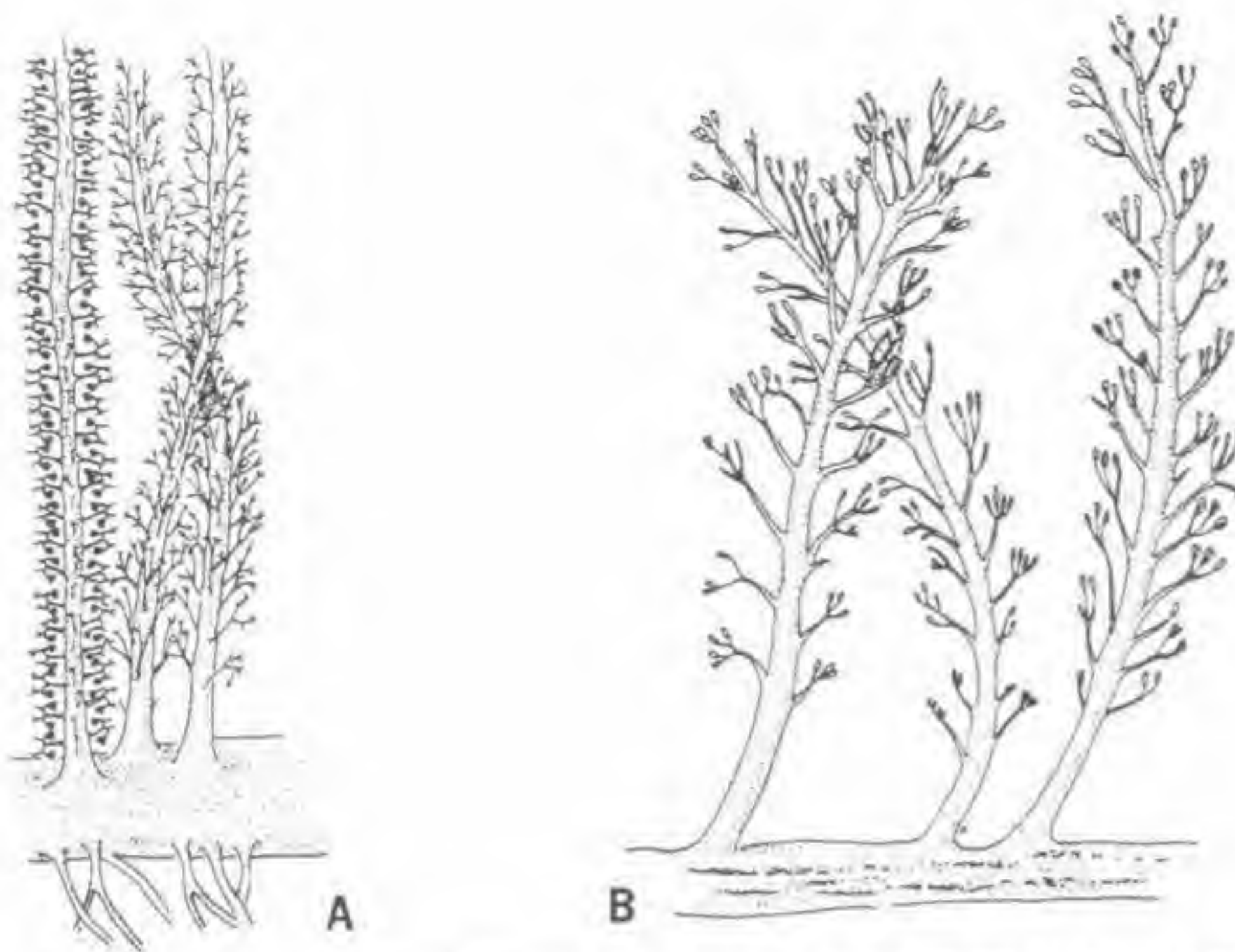


FIGURA 20-1 Articuladas primitivas: A, *Hyenia*, con un segmento de rizoma y tres ramas aéreas con apéndices fértiles, x 0,5; obsérvense los rizoides, el rizoma y los tallos aéreos portadores de apéndices (a la derecha) estériles y (a la izquierda) fértiles. B, *Protohyenia*, del Devónico inferior de Rusia, x 0,4 (A, fotografía cedida por S. Leclercq, según Leclercq, con permiso de la Royal Belgium Academy; B, según Ananiev.)

esporangios. Así, cada apéndice fértil bien fructificado puede presentar 12 esporangios.

Exceptuando la diferente disposición del tallo y su ramificación, *Calamophyton* es muy parecido a *Hyenia*. Ambas plantas presentan apéndices estériles y fértiles dispuestos en verticilos y poseen esporangios terminales. Aunque no presentan una articulación de los tallos claramente definida, estos dos géneros y *Protohyenia* se aceptan en general como integrantes de las articuladas más primitivas y más antiguas. No se sabe exactamente cómo pueden haber evolucionado hasta dar los representantes posteriores; pero la investigación a fondo de las rocas del Devónico y del Carbonífero inferior aumentarán sin duda nuestros conocimientos acerca de los orígenes de los otros cuatro ordenes restantes.

ORDEN PSEUDOBORNIALES. Este orden está representado por un solo género con una sola especie, *Pseudobornia ursina*, descubierta en las rocas del Devónico superior de la Isla de los Osos, en el mar de Groenlandia, al sur de las Islas Spitzberg.

Pseudobornia está formado por un tallo de hasta 10 cm de diámetro, provisto de nudos bien

diferenciados dispuestos a intervalos regulares. Las hojas, normalmente en número de cuatro, están dispuestas en verticilos en cada nudo, cada hoja se ramifica dicotómicamente cerca de su inserción y presenta un cierto número de apéndices pinnados que le dan un aspecto de pluma. Los esporangios están implantados sobre la superficie inferior de esporangióforos parecidos a hojas reducidas, agrupados en una espiga laxa o estróbilo. En los esporangióforos se han encontrado esporas. Nada se sabe de su estructura interna, y *Pseudobornia* está relacionado con la otras articuladas debido a su tallo articulado y a sus apéndices verticilados. No suele relacionarse con ningún otro orden de la división y es probable que corresponda a una derivación lateral especializada que se extinguió a finales del Devónico o a principios del Carbonífero.

ORDEN ESFENOFILALES. Este grupo de pequeñas plantas herbáceas vivió del Devónico superior hasta el Triásico inferior. Las Esfenofilales formaron probablemente una parte considerable del sotobosque forestal durante el Carbonífero, puesto que se encuentran con abundancia en rocas asociadas con algunos yacimientos de carbón.



FIGURA 20-2 *Calamophyton* mostrando la ramificación digitada de primer orden, y la ramificación dicotómica o monopódica de orden superior, así como los apéndices estériles y fértiles, x 1. (Fotografía cedida por S. Leclercq, según Leclercq y Andrews, con permiso del Missouri Botanical Garden.)

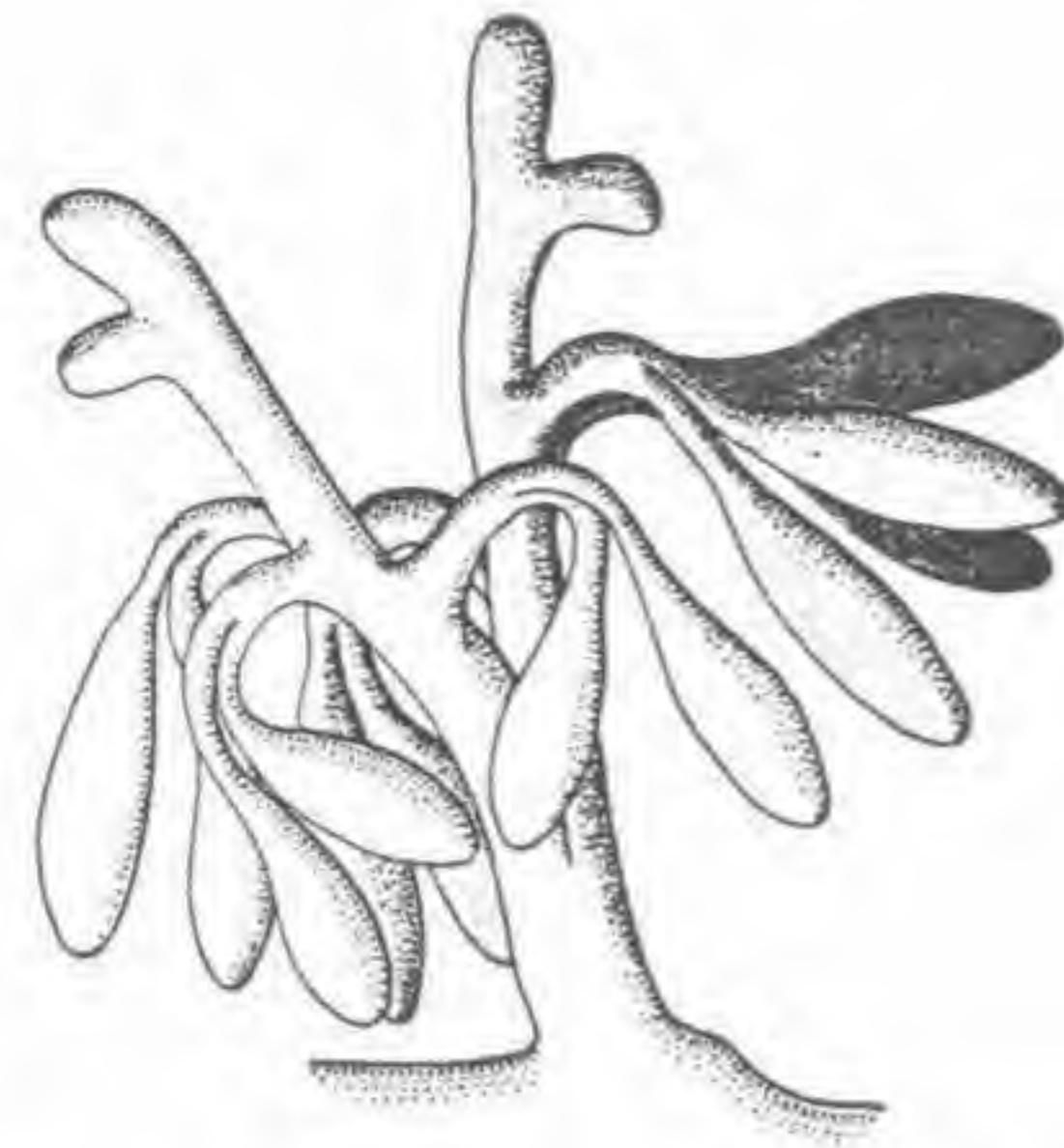
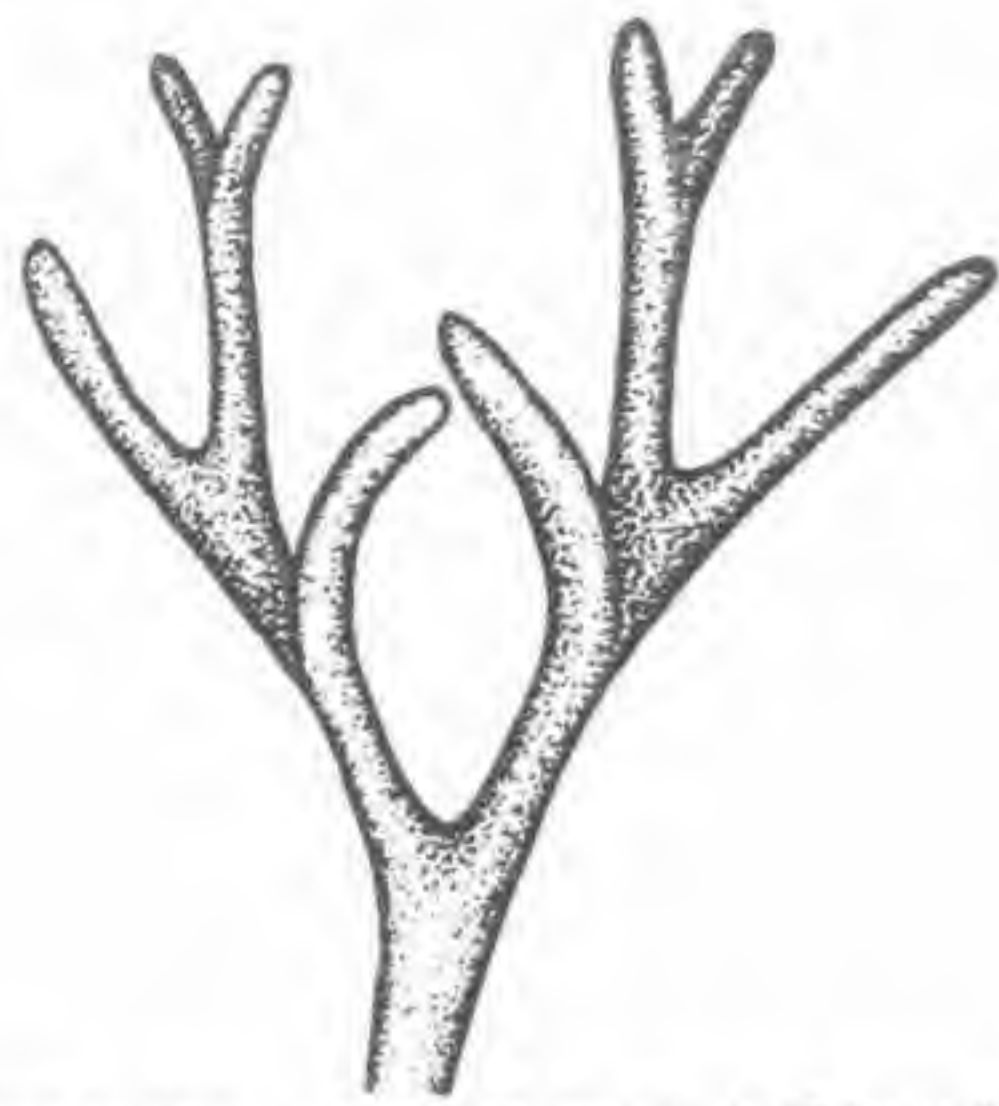


FIGURA 20-3 Apéndice estéril de *Calamophyton*, mostrando la primera dicotomía y tres ramas secundarias originadas a partir de cada una de las primarias, X 10. (Según Leclercq y Andrews, con permiso del Missouri Botanical Garden.)

FIGURA 20-4 Apéndice fértil de *Calamophyton* mostrando dos órdenes de ramificación y seis esporangios sobre cada rama secundaria. (Según Leclercq y Andrews, con permiso del Missouri Botanical Garden.)



FIGURA 20-5 *Pseudobornia*, mostrando dos nudos del tallo, y hojas en forma de pluma, dispuestas radialmente, X 0,6. (Según Nathorst.)



FIGURA 20-6 Varias ramas de *Sphenophyllum*, mostrando los verticilos de hojas en los nudos y dos estróbilos terminales sobre las ramas de la izquierda, X 0,2. (Según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

cilíndricos y ocupan una posición terminal sobre el tallo. El cono está formado por verticilos de brácteas soldadas entre sí rodeando al eje central. Inmediatamente encima de las brácteas se encuentran verticilos de esporangióforos que parten del eje, y cada uno de ellos sostiene un esporangio terminal; se han encontrado conos homósporos y conos heterósporos. Las esporas de las especies homósporas varían de 75 a 125 micras, y están formadas por un cuerpo central rodeado por una cubierta externa rugosa, el perisporio.

Los tallos articulados y la disposición verticilada de las hojas y de las brácteas de los conos indican que los esfenofilales pertenecen a la división de los artrófitos. Sin embargo, se diferencian de los demás órdenes de articuladas por la estructura del tallo, de las hojas y del cono. Los esfenofilales parecen haber seguido una línea evolutiva independiente desde su aparición a finales del Devónico, y probablemente parten de una de las articuladas primitivas del Silúrico o de principios del Devónico. Después de haber alcanzado un desarrollo máximo durante el Carbonífero

superior y el Pérmico, parecen haberse extinguido en el transcurso del Triásico.

ORDEN CALAMITALES. El orden calamitales comprende varios géneros de plantas procedentes de tiempos geológicos que se extienden desde el Devónico hasta el Triásico. El tamaño de las plantas de este grupo y la complejidad de su estructura alcanzaron su máximo durante el Carbonífero superior. *Calamites*, el género mejor conocido, alcanzó la estatura arbórea y representa en tamaño dentro de los artrófitos lo que *Lepidodendron* dentro de los lycopodófitos.

Según la reconstrucción que podemos realizar partiendo de los restos fósiles de sus distintos órganos, *Calamites* estaba formado por un gran tallo articulado que alcanzaba hasta 10 m de altura y 25 cm de diámetro (fig. 20-8 A). Al parecer, las partes aéreas partían de rizomas, de modo muy semejante al caso de *Equisetum*. Entre las características típicas del tallo tenemos la presencia de nudos bien diferenciados y de costillas verticales en toda la longitud de los entrenudos. La mayor parte de los tallos fosilizados son moldes de la medula, relativamente ancha, por lo cual las costillas son en realidad impresiones de los surcos de la medula que se encuentran entre los polos de protoxilema. Sin embargo, unos pocos ejemplares de tallos petrificados, presentan un detalle anatómico bien conservado.

Tanto las hojas como las ramas están dispuestas en los nudos en forma verticilada. Las hojas, que se localizan principalmente sobre las ramas más pequeñas, se encuentran en número de ocho a trece en cada verticilo y parecen estar aplicadas más o menos paralelamente al eje longitudinal del tallo. La forma de las hojas varía de ovaladas a lanceoladas y presentan un solo nervio. Debido a que suelen encontrarse separadas del tallo, las hojas suelen clasificarse en géneros separados, como *Annularia*, *Asterophyllites* y *Lobatannularia*, que se diferencian entre sí en detalles morfológicos (fig. 20-8 B, C).

La anatomía del tallo de *Calamites* es muy particular. El tejido vascular está formado por un cilindro de xilema que rodea un gran cilindro central (fig. 20-9 A). El xilema primario aparece en forma de haces regulares situados alrededor de la medula. Cada haz contiene un estrecho canal debido a la desintegración del protoxilema endarca (fig. 20-9 B). El xilema secundario, formado por radios leñosos bien diferenciados, y traqueidas con poros areolados, forma un cilindro por fuera de los haces primarios.

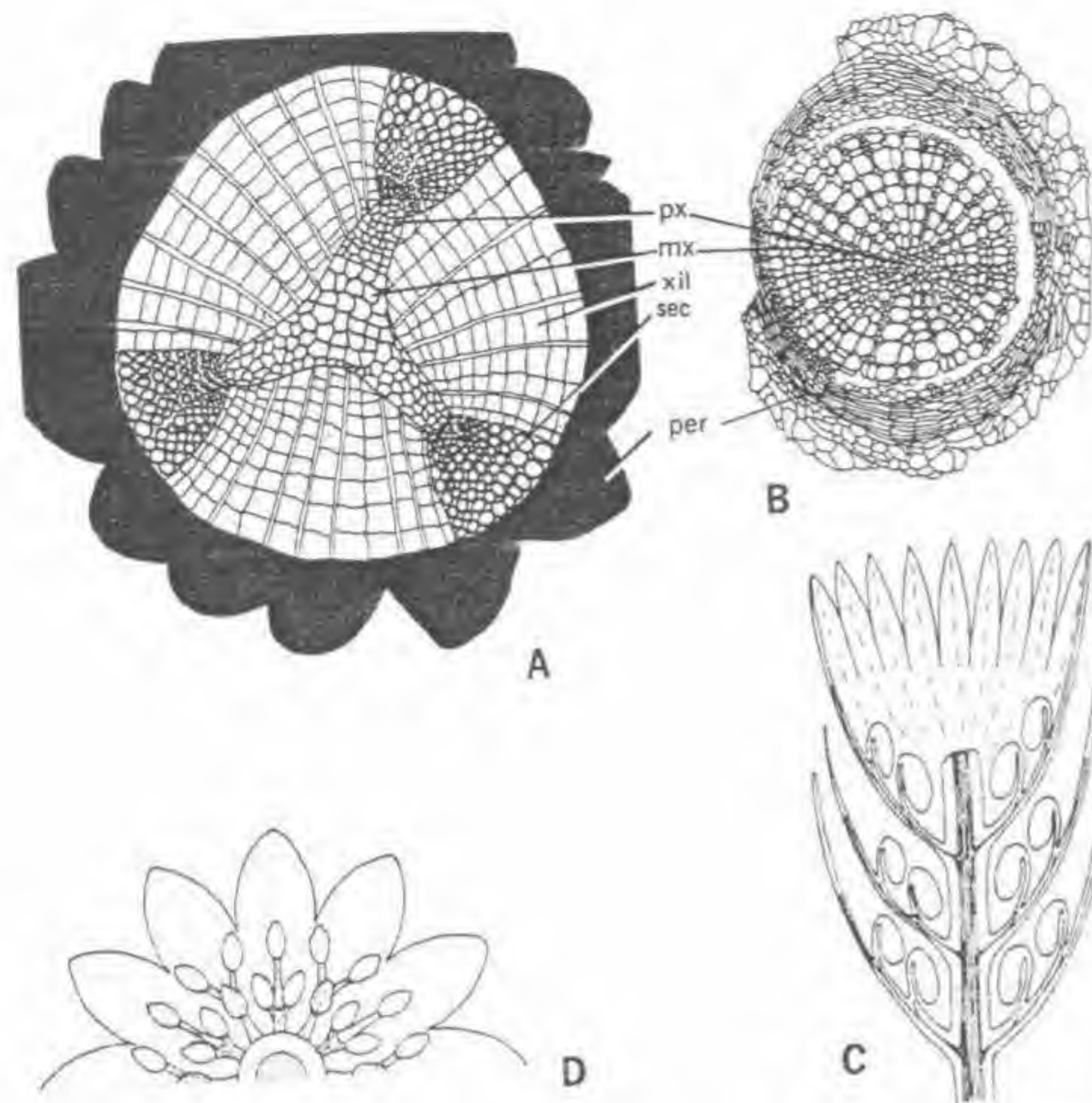


FIGURA 20-7 *Sphenophyllum*: A, corte transversal del tallo, mostrando la protostela exarca de tres brazos, las filas radiales de xilema secundario y los radios, todo rodeado por la peridermis, x 40; B, corte transversal de la raíz con xilema primario y peridermis, x 50; C, corte longitudinal a lo largo del eje de un cono, mostrando las brácteas soldadas y los esporangióforos, x 10; D, proyección en el plano de una mitad de un verticilo de brácteas, mostrando la posición de los esporangios sobre los esporangióforos, x 10. *mx*, metaxilema; *per*, peridermis; *px*, protoxilema; *xil sec*, xilema secundario. (C, según D. H. Scott, *Studies in Fossil Botany*, Adam y Charles Black, Ltd., Londres; D, según Hirmer, con permiso de R. Oldenbourg.)

Se han encontrado raíces unidas a los tallos, y parecen ser de tipo adventicio. No poseen nudos y encierran un protoxilema exarca. Algunas de ellas parecen partir de los nudos inferiores del tallo erecto, por lo cual se piensa que debían actuar como raíces puntal.

Los esporangios están agrupados en conos. Uno de los géneros de conos más frecuente perteneciente a *Calamites* es *Calamostachys* (fig. 20-10). Se trata de conos alargados y cilíndricos, que miden varios centímetros de longitud y hasta 1 cm de diámetro. Cada cono presenta verticilos de brácteas estériles que alternan con verticilos de esporangióforos. Estos son peltados y están

implantados en ángulo recto sobre el eje, en el punto medio entre dos verticilos de brácteas; cada uno con esporangios dirigidos hacia el eje.

El género más antiguo de las Calamitales es *Asterocalamites*, conocido de finales del Devónico y principios del Carbonífero. Era parecido a *Calamites*, excepto en que las costillas de los entrenudos no alternaban de uno a otro nudo y de que los conos carecían en general de brácteas estériles. Aunque *Asterocalamites* vivía ya antes que *Calamites*, no se sabe si se trata de un antecesor de éste o se separó del grupo de los predecesores de ambos durante la primera fase de la evolución de las calamitales.

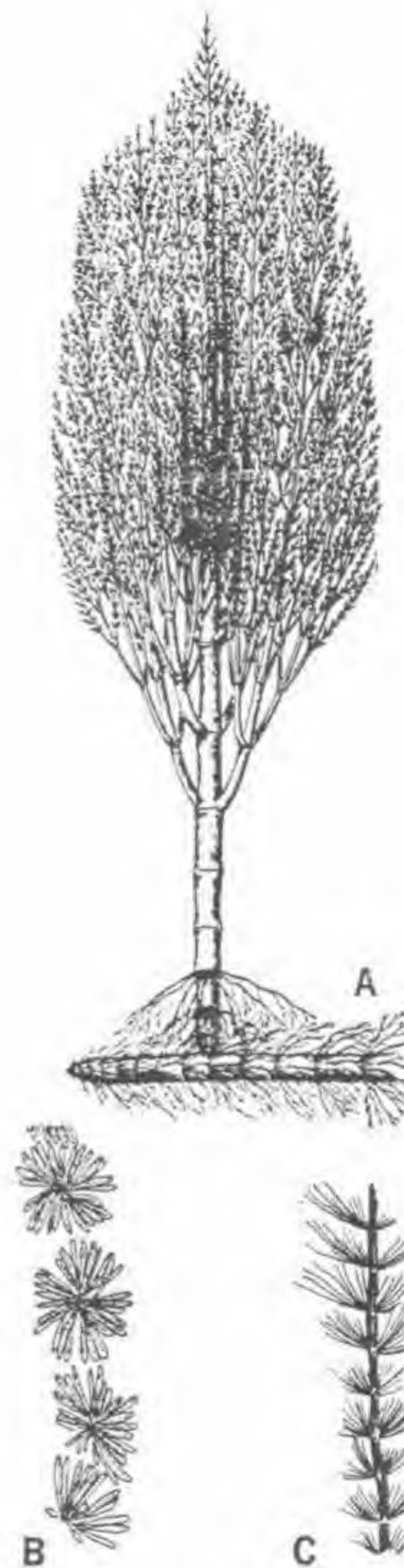


FIGURA 20-8 *Calamites*: A, reconstrucción de una planta completa, mostrando el rizoma, raíces, tallo aéreo articulado y ramas laterales portadoras de hojas; B, verticilos de hojas de *Annularia*, el follaje de *Calamites*, x 0,5; C, verticilos foliares de *Asterophyllites* (asimismo, follaje de alguna especie de *Calamites*), x 0,5. (A, según Hirmer, con permiso de R. Oldenbourg; B, según Andrews, copyright 1947 by Comstock Publishing Company, Inc., utilizado con permiso de la Cornell University Press.)

Existe un buen número de razones para relacionar bastante íntimamente *Calamites* con el actual *Equisetum*, que describiremos en los párrafos siguientes. Las principales características comunes son: 1) tallos articulados con verticilos de hojas en los nudos; 2) canales en el protoxilema, y 3) la formación de esporangios sobre esporangióforos peltados. Los puntos diferenciales son: grandes hojas, xilema secundario y verticilos de brácteas estériles en los conos, todos ellos presentes en *Calamites* pero ausentes en *Equisetum*.

Aunque ambos géneros se consideran normalmente como relacionados entre sí, no se sabe si partieron de un grupo antecesor común, o si *Equisetum* desciende directamente de *Calamites* a través de un proceso de reducción.

ORDEN EQUISETALES. Este orden está representado por un único género actual, *Equisetum*. La historia del orden se remonta a finales del Carbonífero, en que existían plantas muy parecidas a las especies actuales, incluidas en el género *Equisetites*. Este género fósil, hallado en las eras mesozoica y cenozoica, demuestra que pocos cambios evolutivos han tenido lugar en esta línea de evolución en el transcurso del largo intervalo que separa su aparición y la de los modernos *Equisetum*.

Por su porte, una planta de *Equisetum* recuerda sorprendentemente una especie de miniatura del *Calamites* del Carbonífero. El esporófito de *Equisetum* está formado por rizomas profundamente enterrados, que emiten vástagos aéreos (fig. 20-11). Cada tallo erecto está formado por un eje central, con ramificaciones o sin ellas, según la especie. Cuando las hay, las ramas están dispuestas en verticilos, en nudos regularmente espaciados. Entre los nudos de los rizomas, tallos aéreos y ramas, se extienden surcos y costillas paralelos; estas costillas están formadas por refuerzos de esclerenquima que corren bajo la epidermis.

Las hojas, pequeñas y escuamiformes, se agrupan en verticilos sobre los nudos (fig. 20-12). Las bases de las hojas están soldadas formando un collar que rodea completamente el tallo, inmediatamente por encima del nudo. Cada hoja tiene un único nervio que forma una costilla central, y presenta estomas en su epidermis inferior. Normalmente las hojas son verdes cuando son jóvenes, pero se van decolorando y blanqueando con la edad. La mayor parte de la función fotosintetizadora corre a cargo del tallo.

El número de ramas que parten de cada

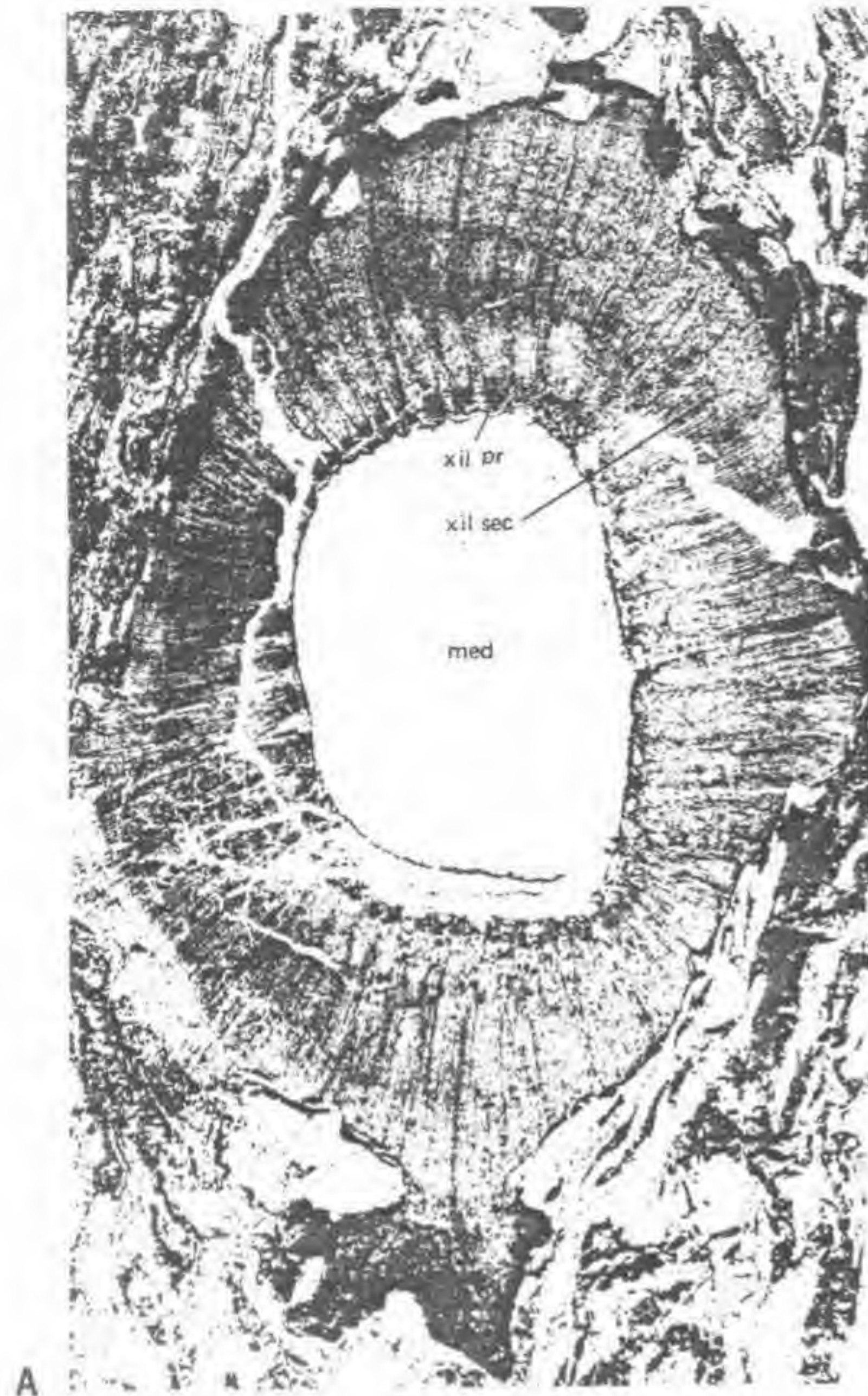


FIGURA 20-9 *Calamites*: A, fotografía de un corte transversal del tallo, donde puede verse la medula (*med*), xilema primario (*xil pr*) y xilema secundario (*xil sec*), x 1,6; B, parte de la estela mostrando la medula, un canal (*can*) en el protoxilema, filas radiales de xilema secundario, y córtex (*cor*), x 10.

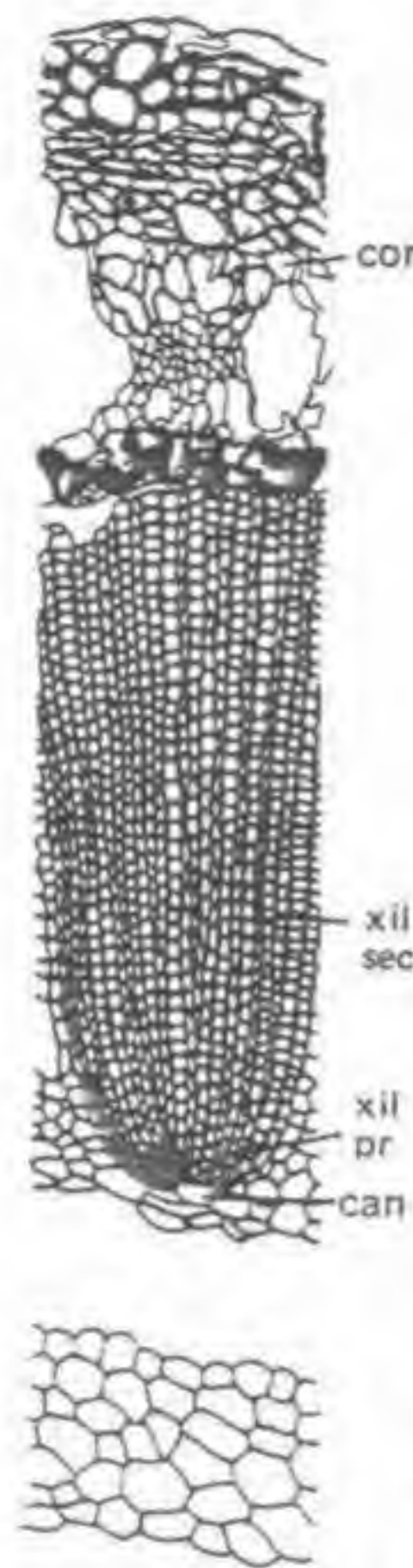
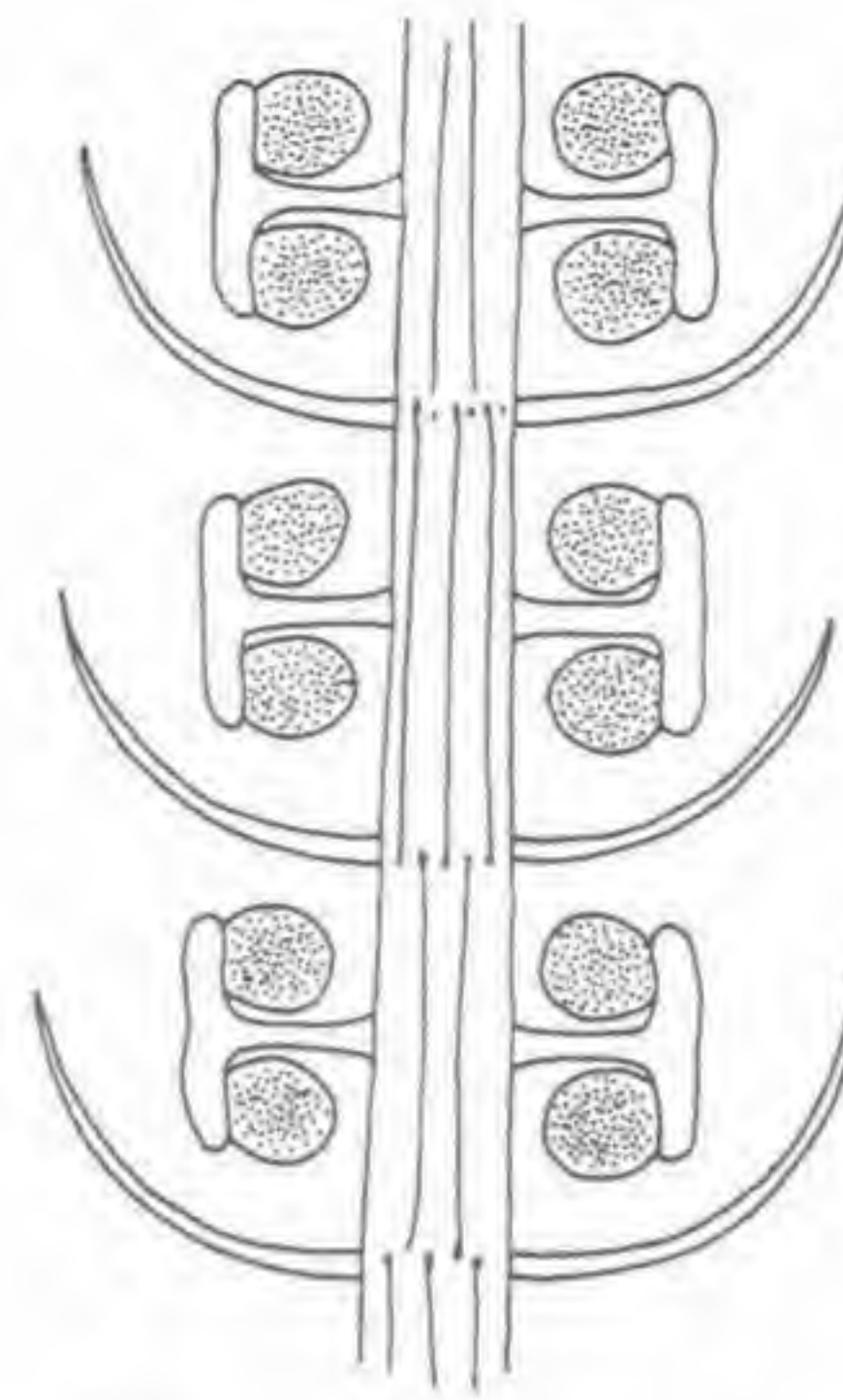


FIGURA 20-10 Corte longitudinal de *Calamostachys*, un cono de *Calamites*, mostrando brácteas estériles, alternando con esporangióforos, x 5. (Según Arnold, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)



un metro o más de profundidad y se fragmentan con facilidad, se hace difícil eliminar estas plantas de los jardines, cultivos, etc.

Los esporangios aparecen en conos dispuestos en el ápice de ciertos tallos. En algunas especies, los conos aparecen sobre tallos vegetativos; en otras, lo hacen sobre tallos fértiles especializados; aunque por su estructura son parecidos a los ejes vegetativos, los tallos fértiles suelen carecer de ramas y de clorofila y se secan poco tiempo después de madurar.

El eje de *Equisetum* comprende: epidermis, córtex y estela (fig. 20-13 A). El córtex forma un cilindro relativamente delgado, al igual que el que forman los haces vasculares de la estela. En la mayoría de las especies de *Equisetum*, gran parte del diámetro de los rizomas y de los tallos aéreos corresponde a una medula relativamente importante que ocupa el centro del eje. En las partes mayores de los tallos aéreos, esta medula se disgrega para formar una cavidad llamada canal central.

El tejido vascular está formado por haces de xilema primario y de floema dispuestos en un anillo que rodea la medula (fig. 20-13 B). Cada

haz tiene el protoxilema en el interior del metaxilema centrífugo, por lo cual es endarca. De modo típico, la mayoría de las células protoxilemáticas se disgregan para formar un estrecho canal longitudinal, el canal carinal (fig. 20-14 A). Normalmente, en la periferia del canal carinal quedan intactas algunas traqueidas anilladas y helicadas de protoxilema. El metaxilema, con traqueidas escalariformes y reticuladas y tráqueas simples se forma por fuera del canal carinal, normalmente en dos zonas laterales. Limitado por el canal carinal hacia el interior y por las dos islas laterales de metaxilema por el exterior, el floema contiene células cribosas y parénquima floemático. No se desarrollan tejidos secundarios. En los nudos, cada haz vascular se ensancha hacia el exterior para formar un anillo continuo de xilema y de floema denominado anillo nodal. En el nudo, la estela ha sido interpretada de diversos modos como una sifonostela ectofloica, una dictiostela (véase pág. 347), o una protostela medulada.

Inmediatamente por fuera del floema se encuentra un periciclo monoestratificado que rodea el tallo sin discontinuidad. En algunas especies existe una endodermis que forma una capa inmediatamente por encima del periciclo. Sin embargo, en otras, hay dos endodermis: una por dentro y otra por fuera de los haces conductores. E incluso, en otras especies, existe una endodermis alrededor de cada haz.

Inmediatamente por encima de la endodermis (fig. 20-13 B) se encuentra el córtex, integrado por grandes células parenquimáticas de membrana delgada, provistas de cloroplastos en las capas más externas. Por el parénquima cortical corren longitudinalmente columnas de esclerénquima que confieren al tallo la resistencia necesaria. Las columnas que quedan encima de los haces vasculares suelen ser las más robustas, y originan las prominentes costillas que se aprecian al exterior del tallo. En el fondo de los surcos que separan las costillas se encuentran columnas de esclerénquima más pequeñas.

Una característica peculiar del córtex la constituyen los canales vasculares, grandes y regularmente espaciados, que contienen aire y alternan con los haces vasculares. Junto con los canales carinales y el canal central, constituyen conductos aeríferos del tipo de los que se encuentran comúnmente en las plantas acuáticas.

La epidermis está formada por una sola capa de células cuya pared está notablemente espesada en su superficie externa. La elevada cantidad de

nudo suele ser igual al número de hojas. *Equisetum* se distingue de las demás plantas vasculares por poseer ramas que atraviesan la vaina de hojitas. Estas ramas parten de primordios existentes en la base de la vaina de hojas, soldada al tallo.

En los nudos del rizoma se producen raíces. Estas son adventicias y parten de la superficie inferior de los primordios de las ramas. Los pri-

mordios radicales muestran un activo desarrollo, mientras que los primordios de las ramas de los rizomas están en un reposo relativo y sólo de tanto de en cuanto originan tallos aéreos. A medida que el rizoma crece en longitud, se van formando nuevas raíces y nuevos tallos aéreos, con lo cual la colonia crece. Debido a que los rizomas de estas plantas se encuentran con frecuencia a



FIGURA 20-11 Aspecto general de *Equisetum*, x 0,5. A, *E. telmateia*; B, *E. arvense*; C, *E. sylvaticum*.

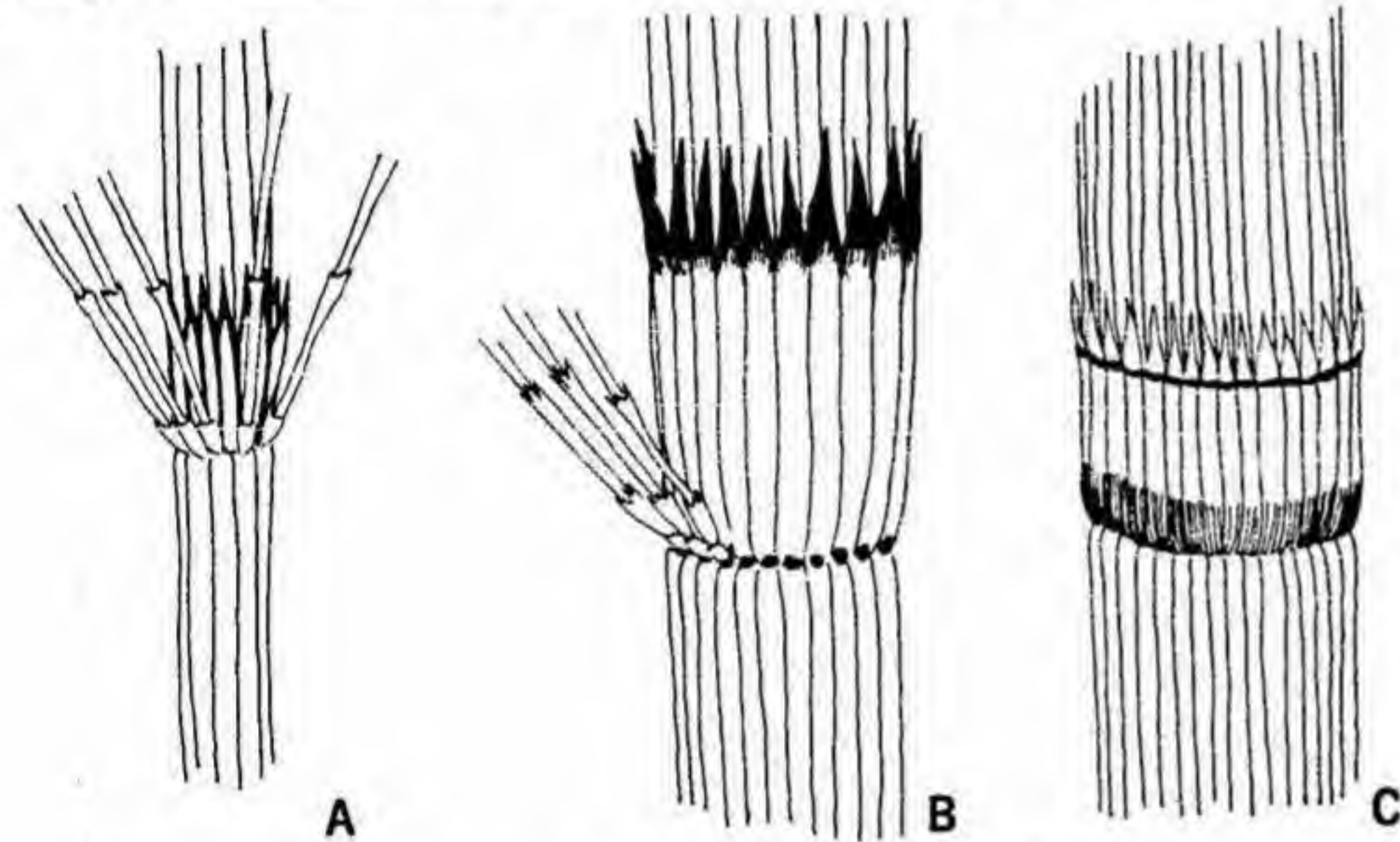


FIGURA 20-12 Segmentos de los tallos de tres especies de *Equisetum*, mostrando los verticilos de hojas y de ramas, x 2. A, *E. telmateia*; B, *E. arvense*; C, *E. hiemale*.

silíce que se deposita sobre la pared celular confiere al tallo su tacto áspero. En los surcos abundan los estomas. Inmediatamente debajo de las células oclusivas se encuentran otras células que, al parecer, ayudan a reducir la apertura de los estomas cuando las condiciones son desusadamente secas.

El rastro foliar parte del haz vascular inmediatamente debajo del anillo nodal (fig. 20-14 B, C). No deja intersticio foliar, y se incurva hacia arriba atravesando el córtex y la epidermis para formar el nervio central de la hoja. Cada rastro foliar está formado por un cordón muy estrecho de xilema mesarca y de floema acompañante. El rastro de la rama alterna con la base de las hojas

y establece conexión directa con el metaxilema del anillo nodal;

Los conos están formados por esporangióforos peltados dispuestos en verticilos (fig. 20-15 A). El ápice de los esporangióforos se extiende formando una placa aplanada de cinco o seis lados, al centro de la cual va unido el pedúnculo (fig. 20-15 B, C). Los esporangios, dispuestos periféricamente, están dirigidos hacia el eje; su número varía de cinco a diez por esporangióforo. La pared madura del esporangio, monoestratificada, se rompe siguiendo una fisura longitudinal para permitir la dispersión de las esporas. Las esporas de *Equisetum*, de un solo tipo, presentan un diámetro variable, de unas 30 a 40 micras. Las

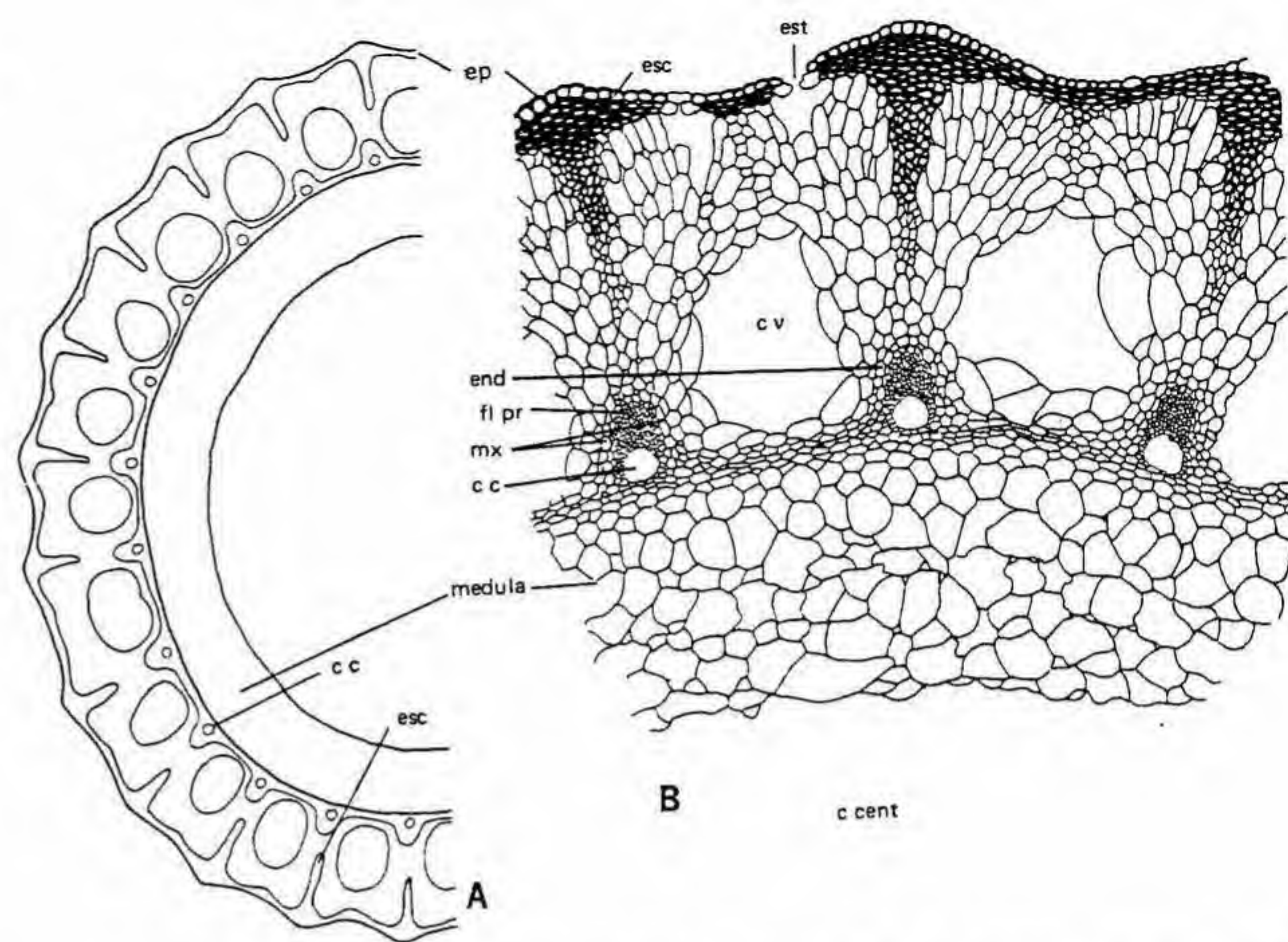


FIGURA 20-13 *Equisetum*: A, esquema de la mitad de un corte transversal del tallo, mostrando el gran canal central, canales carinales, canales valeculares y bandas de esclerenquima, x 10; B, aspecto parcial de un corte transversal del tallo de *Equisetum*, donde pueden apreciarse los detalles de los tejidos, x 80. c c, canal carinal; c cent, canal central; end, endodermis; ep, epidermis; mx, metaxilema; fl pr, floema primario; esc, esclerenquima; est, estoma; c v, canal valecular.

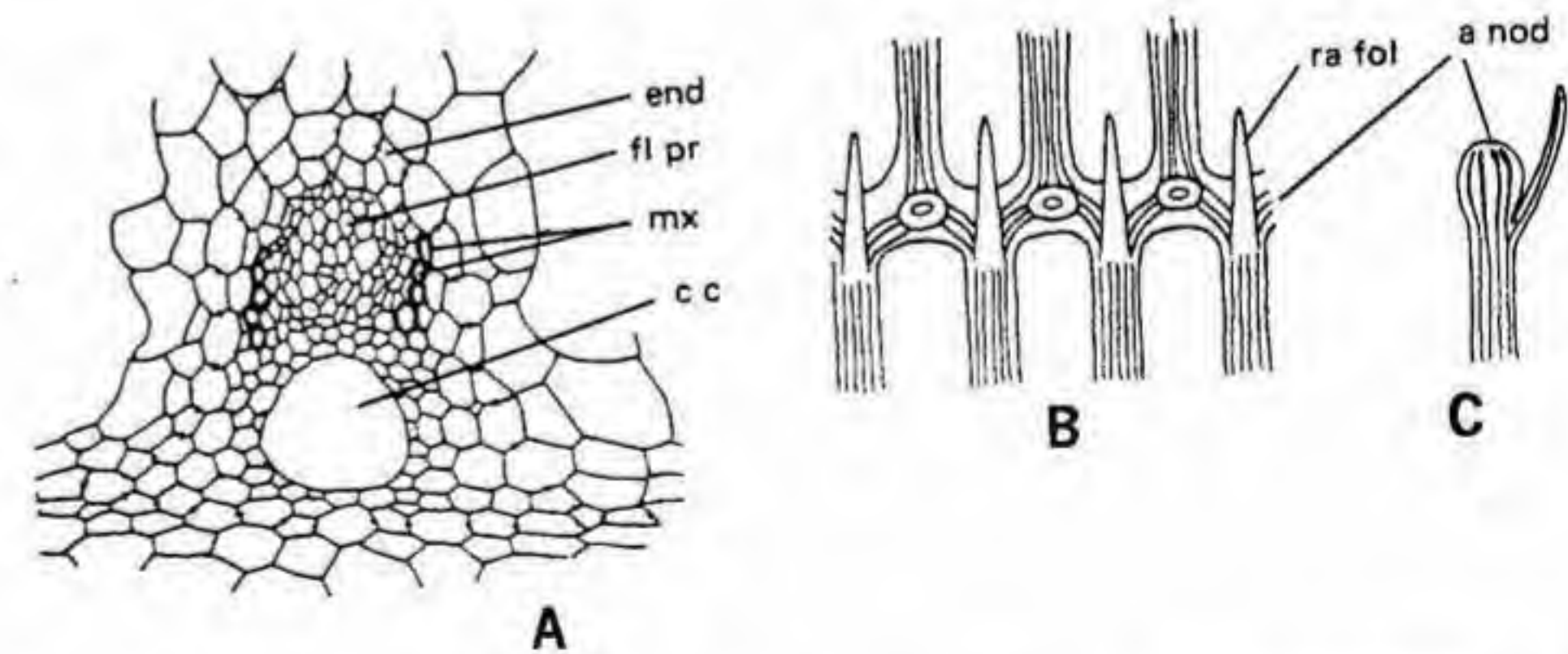


FIGURA 20-14 *Equisetum*: A, parte de un corte transversal del tallo correspondiente a la región que rodea el haz vascular, donde puede verse la endodermis (end), el canal carinal (c c), metaxilema (mx) y floema primario (fl pr), x 250; B, C dibujos de una parte de nudo de cortical, mostrando el anillo nodal del xilema (a nod) y rastros foliares (ra fol), x 30. (B, C de *Anatomy of Woody Plants* de E. C. Jeffrey, con permiso del The University of Chicago Press, copyright 1917.)

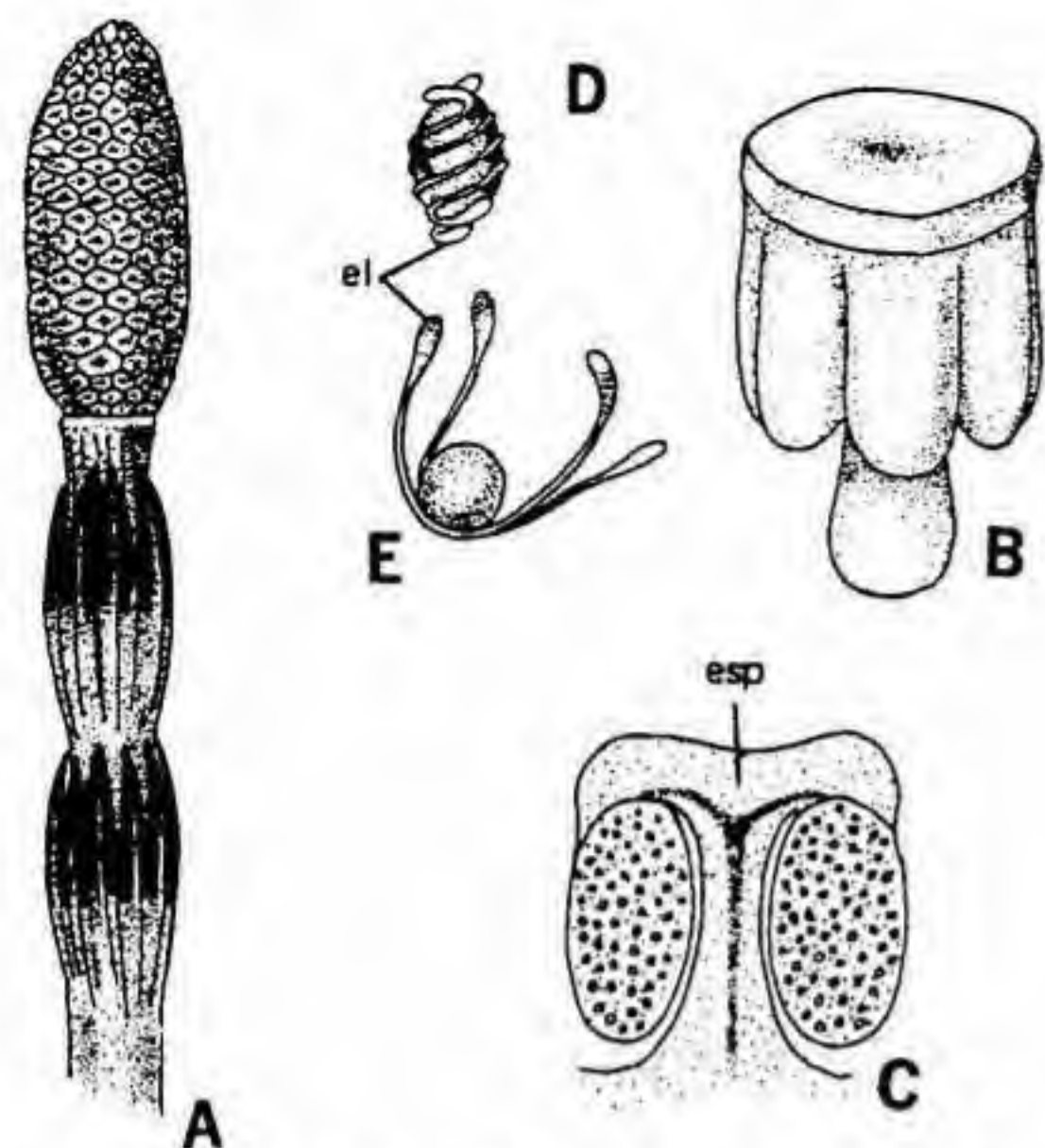


FIGURA 20-15 Organos reproductores de *Equisetum*: A, cono en el ápice de una rama reproductora de *E. temateja*, X 1; B, esporangióforo aislado mostrando el eje, el disco peltado y los esporangios decurrentes X 12; C, corte vertical de un esporangióforo aislado (*esp*), donde pueden verse las masas de esporas del interior de cada esporangio X 15. D, E, aspecto de las esporas con eláteres (*el*) fuertemente incurvados sobre las endósporas en D, y dichos eláteres extendidos en E, X 120. (Según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

esporas maduras también contienen numerosos cloroplastos. Están formadas por una capa interna, el endosporio, y una capa externa, el perisporio (fig. 20-15 D, E). El complicado perisporio está formado por cuatro bandas aplanadas, denominadas eláteres, unidas a un solo punto y de propiedades higroscópicas. Cuando la humedad es alta, los eláteres están fuertemente arrollados en espiral sobre el endosporio; al secarse, se extienden y se levantan, ayudando a la separación y a la dispersión de las esporas fuera del esporangio.

La medición de las esporas ha puesto de manifiesto que sus dimensiones presentan una distribución bimodal, lo cual parece indicar que *Equisetum* es heterósporo, aunque la diferencia de tamaño no es tan grande como en los licopóditos y en los helechos heterósposos. Además, algunas esporas producen protalos unisexuales que producen sólo anteridios, mientras que otras originan protalos bisexuales; no se sabe si esto representa una fase inicial de la evolución de la heterosporia o una fase avanzada de una regresión evolutiva de la heterosporia a la homosporia.

Las esporas son de vida corta, y en condiciones adecuadas germinan dando protalos peque-

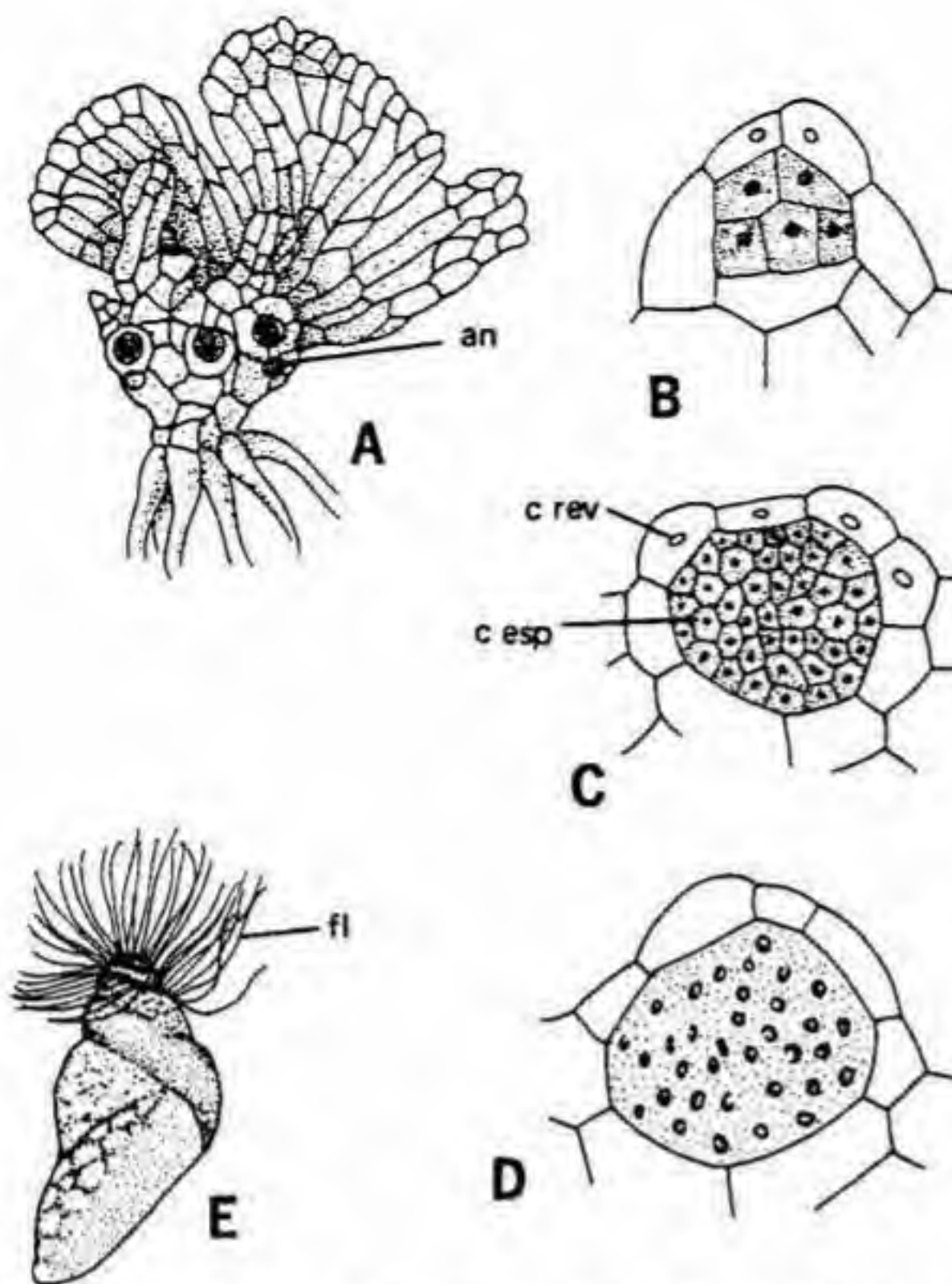


FIGURA 20-16 *Equisetum*: A, vista lateral de un protalo, mostrando los anteridios (*an*) en la base de los lóbulos, X 25; B-D, etapas en la maduración de los anteridios, mostrando las células de revestimiento (*c rev*) y las células espermatógenas (*c esp*), X 200; E, un espermatozoide con sus flagelos (*fl*), X 1250. (A, según Walker, con permiso de *Botanical Gazette*; B-D, según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.; E, según Sharp, con permiso de *Botanical Gazette*.)

ños, verdes y lobulados (fig. 20-16 A). A partir de células de la superficie inferior (ventral) nacen rizoides; los órganos sexuales se forman sobre la superficie superior, aproximadamente un mes después de la germinación.

En los protalos bisexuales, los arquegonios se forman principalmente sobre la superficie superior del protalo pulviniforme, que se mantiene en forma meristemática y produce lóbulos erectos de color verde oscuro que realizan la fotosíntesis. Los arquegonios son parecidos a los de *Lycopodium* y de *Selaginella*. El cuello sale fuera del talo y está formado por cuatro filas de células con, normalmente, tres células por fila (fig. 20-17 A). El cuello contiene una o dos células del canal del cuello, y una célula del canal ventral, bajo la cual se encuentra un gran óvulo en la región del vientre.

En la mayor parte de las especies, los anteridios suelen formarse más tarde que los

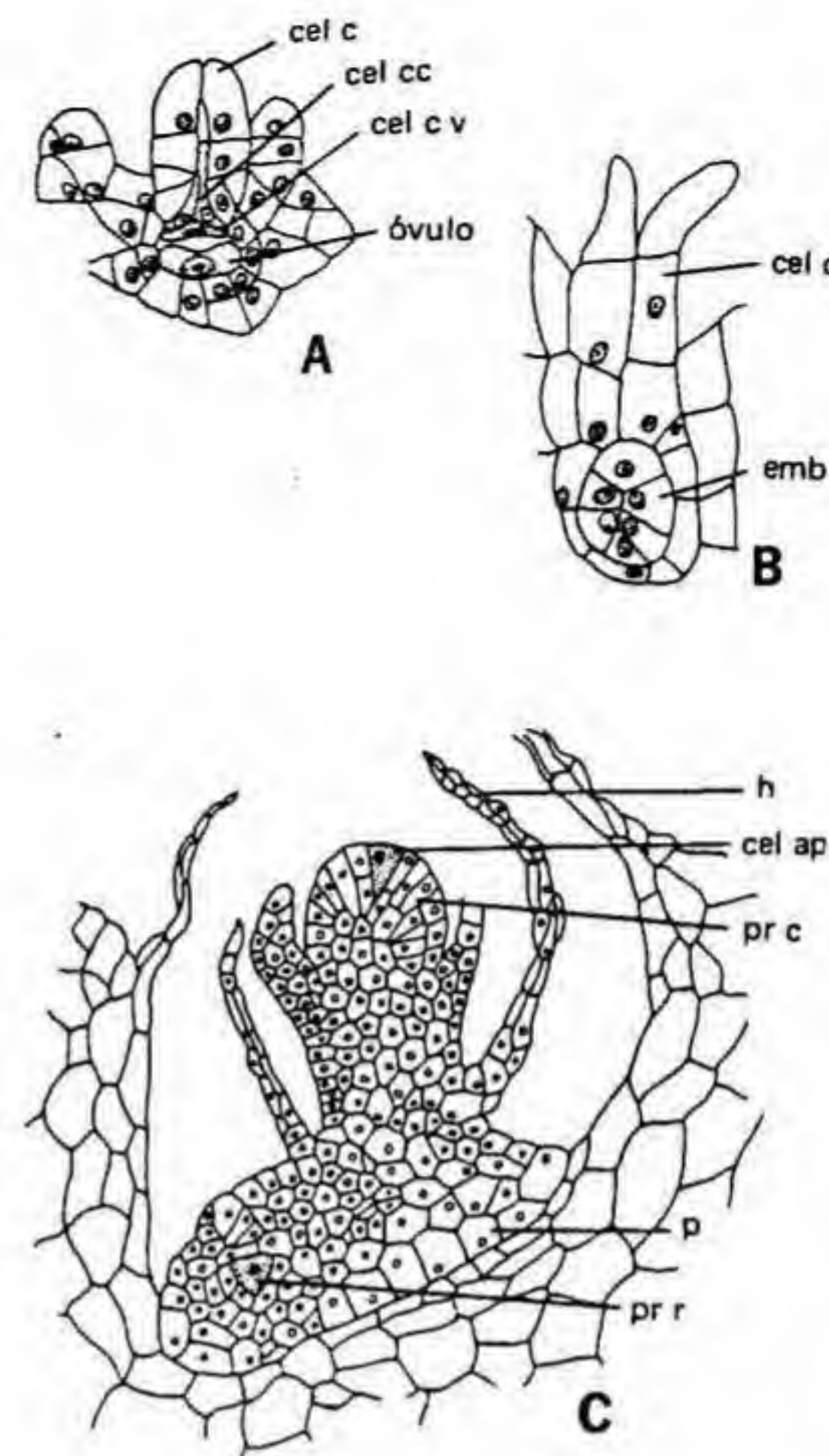


FIGURA 20-17 *Equisetum*: A, corte longitudinal de un arquegonio, mostrando las células del cuello (*cel c*), las células del canal del cuello (*cel cc*), las células del canal del vientre (*cel c v*) y un óvulo, X 210; B, corte longitudinal de un arquegonio, mostrando una fase inicial del desarrollo del embrión (*emb*) dentro del vientre, X 210; C, embrión más desarrollado mostrando el primordio caulinar (*pr c*) con hojas jóvenes (*h*) y grandes células apicales (*cel ap*), pie (*p*) y primordio radical (*pr r*), X 120. (A, según Jeffrey; B, según Sadebeck; C, según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

arquegonios, sobre la superficie superior de los protalos bisexuales. Los anteridios son parecidos a los de *Lycopodium*; con una capa de recubrimiento monoestratificada y una masa central de células espermatógenas (fig. 20-16 B-D). Estas últimas acaban originando grandes espermatozoides arrollados en espiral que poseen un gran número de flagelos hacia uno de los extremos (fig. 20-16 E).

Una vez fecundado, el cigoto se divide, formando cuatro células. Las dos superiores originan el tallo y las primeras hojas, las dos inferiores, el pie y la raíz (fig. 20-17 B, C). Como en los licopóditos, la raíz del embrión crece hacia abajo atravesando el tejido del protalo hasta llegar al suelo. Cuando el joven tallo ha emergido por el cuello del arquegonio, se forman ramas secundarias, una o varias de las cuales crecen dentro del suelo hasta convertirse en rizomas.

Equisetum comprende unas veinticinco especies. Se trata de un género de dispersión cosmopolita (con la excepción de Australia), cuyas especies más desarrolladas crecen en la zona intertropical. En general, sus representantes crecen bien en suelos ácidos, y son con frecuencia prolíficos en terraplenes de vías férreas, depósitos de grava y dunas arenosas; otros hábitats adecuados son los pantanos, bordes de lagos y bosques húmedos. Aunque generalmente están favorecidos por los climas y suelos húmedos, los *Equisetum* toleran ciertas condiciones xéricas, probablemente gracias a los rizomas enterrados y al crecimiento relativamente profundo de éstos y de las raíces adventicias, que con frecuencia se encuentran a 2 m bajo la superficie.

Antiguamente, *Equisetum* se empleaba para limpiar ollas y utensilios metálicos de cocina. Su acción abrasiva era debida a las incrustaciones de sílice de la epidermis. Se ha observado que este contenido en sílice llegaba a producir inflamaciones intestinales e incluso la muerte en caballos que hubieran comido gran cantidad de equisetos en primavera.

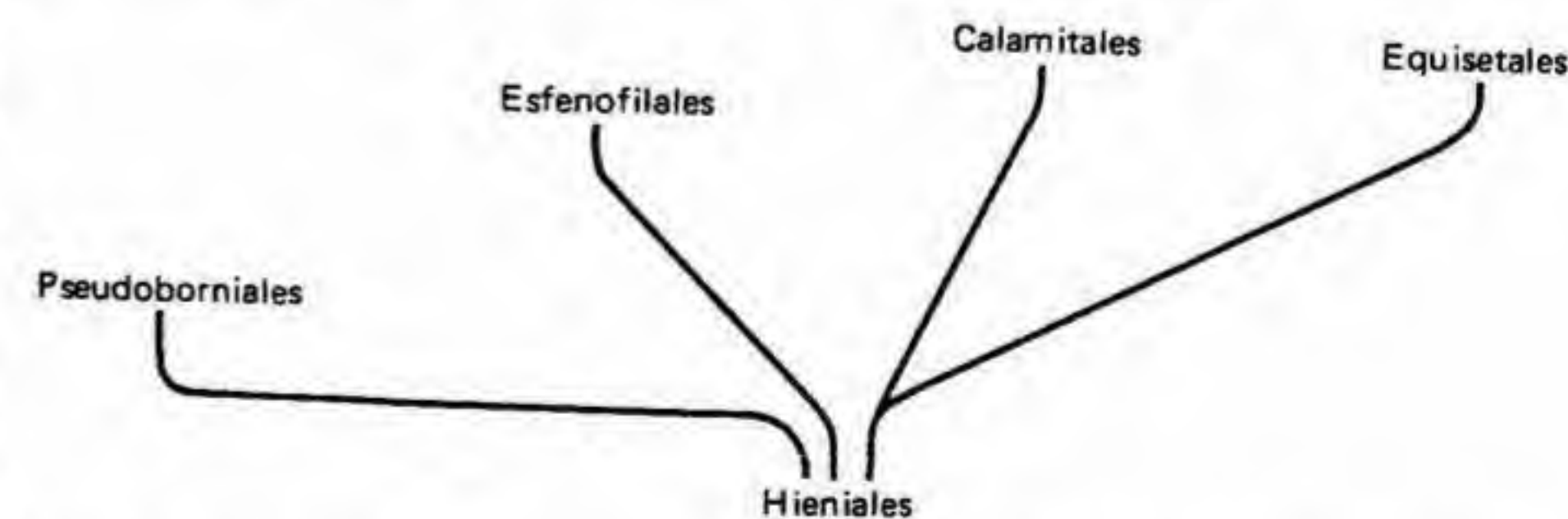


FIGURA 20-18 Relaciones filogenéticas probables entre los órdenes de las articuladas.

La disposición más probable de las relaciones entre los artrófitos es la de la figura 20-18. Cabe notar en ella las líneas separadas que conducen a las Pseudoborniales y a las Esfenofilales. Estas

líneas de desarrollo evolutivo, claramente independientes, se extinguieron sin dejar descendientes. La otra línea, indica la relación existente entre las Calamitales y las Equisetales. Sin embargo, no se conocen eslabones intermedios entre ninguno de estos órdenes y el antiguo y primitivo grupo de las Hieniales.

BIBLIOGRAFIA

- Ananiev, A. R., "New Lower Devonian Fossil Plants from the Southeast of Western Siberia". *Akad. Nauk S.S.S.R. (Botany)*, 42: 691-702 (1957).
- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 256-288.
- Arnold, C. A., "Petrified Cones of the Genus *Calamostachys* from the Carboniferous of Illinois". *Univ. Michigan Contrib. Mus. Paleont.*, 14: 149-165 (1958).
- Barratt, K., "A Contribution to Our Knowledge of the Vascular System of the Genus *Equisetum*". *Ann. Bot.*, 34: 201-235 (1920).
- Bierhorst, D. W., "Vessels in *Equisetum*". *Am. J. Bot.*, 45: 534-537 (1958).
— "Symmetry in *Equisetum*". *Am. J. Bot.*, 46: 170-179 (1959).
- Bold, H. C., *Morphology of Plants*. Harper & Row, editores (1957). Págs. 367-380.
- Browne, I. M. P., "Anatomy of the Aerial Axes of *Equisetum kansanum*". *Bot. Gaz.*, 101: 35-50 (1939).
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 191-219.
- Golub, S. J. y Wetmore, R. H., "Studies of Development in the Vegetative Shoot of *Equisetum arvense* L., II: The Mature Shoot". *Am. J. Bot.*, 35: 767-781 (1948).
- Hirmer, M., *Handbuch der Paläobotanik*. Munich y Berlín: R. Oldenburg (1927). Págs. 343-474.
- Kräusel, R. y Weyland, H., "Pflanzenreste aus dem Devon, III: Über *Hyeniania* Nath." *Seckenbergiana*, 14: 274-280 (1932).
- Leclercq, S. y Andrews, H. N., Jr., "*Clamophyton bicephalum*, a New Species from the Middle Devonian of Belgium". *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 47: 1-23 (1960).
- Sporne, K. R., *The Morphology of Pteridophytes*. Londres: Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd. (1962). Págs. 91-113.

DIVISIÓN PTERÓFITOS

Esta división de plantas vasculares abarca los helechos y varias plantas del Devónico denominadas *prehelechos*. Los helechos se diferencian de la mayoría de las plantas superiores por sus hojas grandes y con aspecto de pluma, que en la mayoría de los casos presentan el ápice enrollado durante su crecimiento, y por poseer esporangios sobre el envés de la hoja o, en algunos casos, sobre frondes especializados.

Como grupo, los pterófitos se extienden en el tiempo desde el Devónico medio hasta la actualidad. Han pertenecido a este grupo elementos importantes de todas las floras desde el Carbonífero hasta los tiempos actuales, pero nunca parecen haber constituido plantas dominantes. Por ello, se ha afirmado con cierta frecuencia que los pterófitos no han sido un grupo de mucho éxito. Sin embargo, puede observarse que, tanto en términos de número de especies como de número de individuos, se han mantenido relativamente constantes y han conservado sus posiciones desde el Mesozoico hasta la actualidad.

De ordinario, los pterófitos se distribuyen en ocho órdenes. A los prehelechos corresponden los órdenes protopteridiales, cladoxilales y cenopteridiales. A los helechos, las marattiales, ofioglosales, filicales, marsileales y salviniales. Sólo los últimos cinco órdenes comprenden géneros y especie actuales. Dentro de las Filicales se incluye la gran mayoría de helechos vivos, con 12 familias, unos 170 géneros y aproximadamente 9 000 especies.

MORFOLOGIA GENERAL Y ANATOMIA

Todos los helechos comprenden tallos, raíces y hojas. En muchos de ellos, el tallo está muy reducido (fig. 21-1 A) o se ha

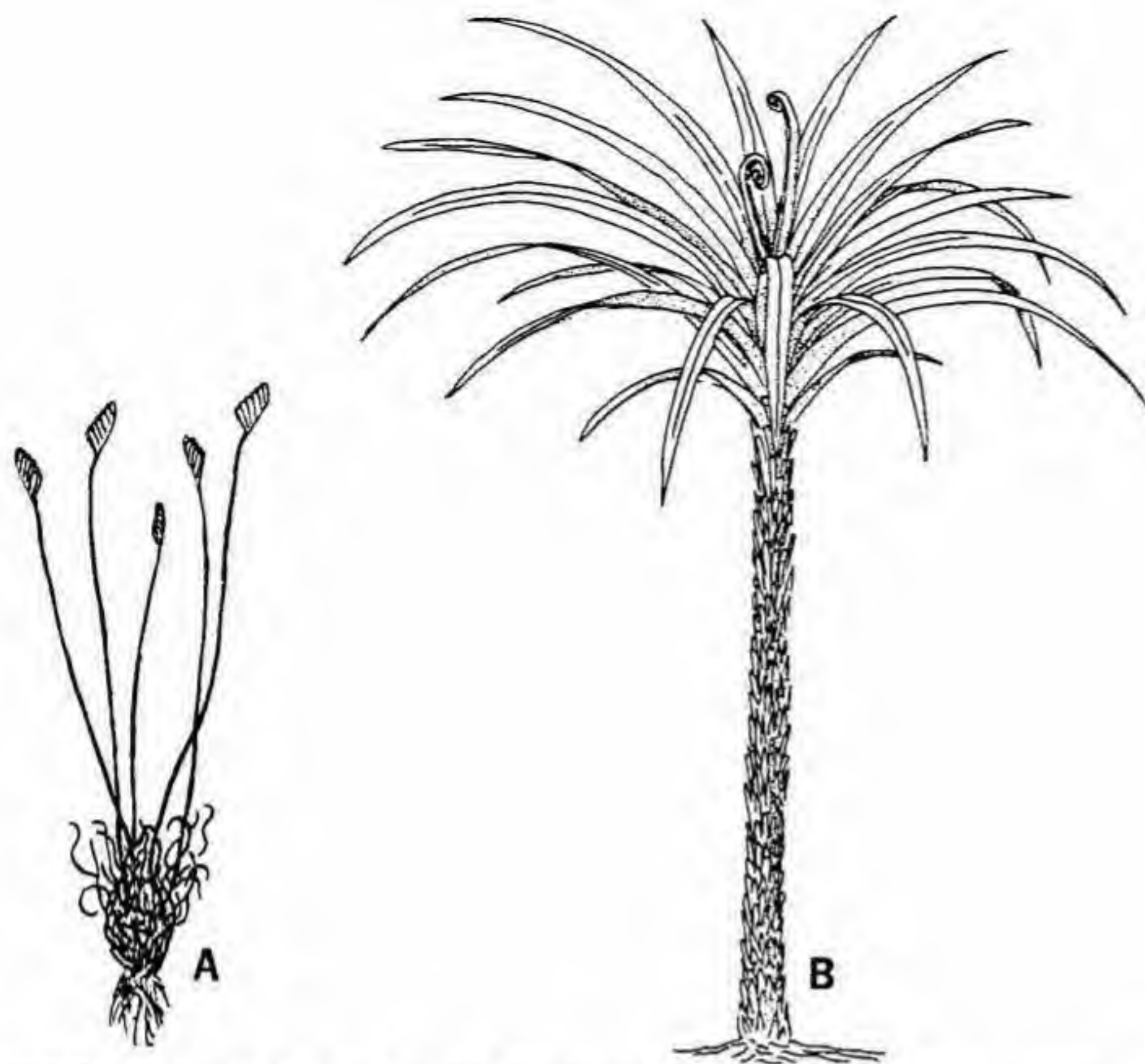


FIGURA 21-1 A, aspecto general de *Schizaea*, pequeño helecho que presenta finas hojas filiformes y pedúnculos esporangíferos, x 1; B, aspecto general de *Cyathea*, helecho arborescente, con las bases de sus hojas unidas al tronco, y un penacho de hojas enteras en lo alto, x 0,01. (B, según Hooker.)

transformado en un rizoma rastrero; en algunas especies tropicales, adquiere aspecto columniforme, por lo cual dichas especies se denominan "helechos arborescentes" (fig. 21-1 B). La parte periférica del tallo de los helechos arborescentes es el resultado del desarrollo masivo del esclerénquima, que se acompaña con frecuencia por la aparición de raíces adventicias densas. El tallo puede ser superficial y rastrero o subterráneo, como un rizoma. Con la excepción de dos géneros, *Botrychium* y *Angiopteris*, los helechos están formados solamente por tejidos primarios. Las hojas y las raíces parten de los nudos, normalmente en grupos.

En casi todos los helechos las hojas son órganos grandes y visibles, y en algunas especies son anchas, aplanadas y recortadas en varios o muchos lóbulos. En muchos casos, se aplican términos especiales para designar las diferentes partes de las hojas. La totalidad de una hoja se llama fronde, y comprende un pedúnculo central denominado raquis. En una fronde compuesta las divisiones se denominan pinnas y la última división

de una pinna suele denominarse pínula (fig. 21-2). La nerviación de las pínulas de los helechos puede ser "abierta" o "cerrada" (fig. 21-3). En el tipo abierto, el nervio llega hasta muy cerca del margen de la pínula o submarginamente hasta el mesofilo, y no se une a los demás para formar una red. Se considera que éste es el tipo de nervadura primitiva puesto que se la encuentra en la mayoría de las plantas fósiles más antiguas. En la nervadura cerrada, las venas pequeñas se reúnen entre sí para formar un dibujo reticulado. Se considera que esta estructura es derivada y la presentan, además de algunos helechos, la mayoría de las angiospermas.

Los helechos presentan una considerable variedad en su estructura interna (fig. 21-4). La estela puede ser una protostela (*Lygodium*), una sifonostela (*Schizaea*) o una dictiostela (*Mohria*). Se considera que la dictiostela corresponde a una sifonostela modificada en la cual el anillo de xilema y floema está disgregado en unidades separadas o haces denominados meristelas. Los tres géneros citados pertenecen todos ellos a la



FIGURA 21-2 Aspecto general de *Hymenophyllum*, un helecho de limbo muy delicado, mostrando raíces sobre el rizoma, hojas circinadas, y una fronde con esporangios en el ápice de las pínulas, x 0,5. (Según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

familia de las esquisáceas (filicales), y constituyen un ejemplo de cómo en un grupo de helechos íntimamente relacionados entre sí se encuentran tipos de estela distintos.

El xilema primario es casi siempre mesarca, pero en unos pocos géneros es exarca o endarca. El xilema está principalmente constituido por tráqueidas escalariformes. Por lo menos en dos géneros (*Pteridium* y *Marsilea*) existen tráqueas verdaderas provistas de placas perforadas entre cada elemento de la tráquea. De ordinario el floema constituye un anillo compacto que reviste el xilema (ectofloico), pero se sabe que puede presentarse en forma de anillo a ambos lados del xilema (anfifloico). En los helechos con dictiostela, el floema puede constituir un cilindro macizo que rodea la parte periférica de todos los haces conductores, o formar un anillo alrededor del xilema de cada haz. Los rastros foliares son grandes y

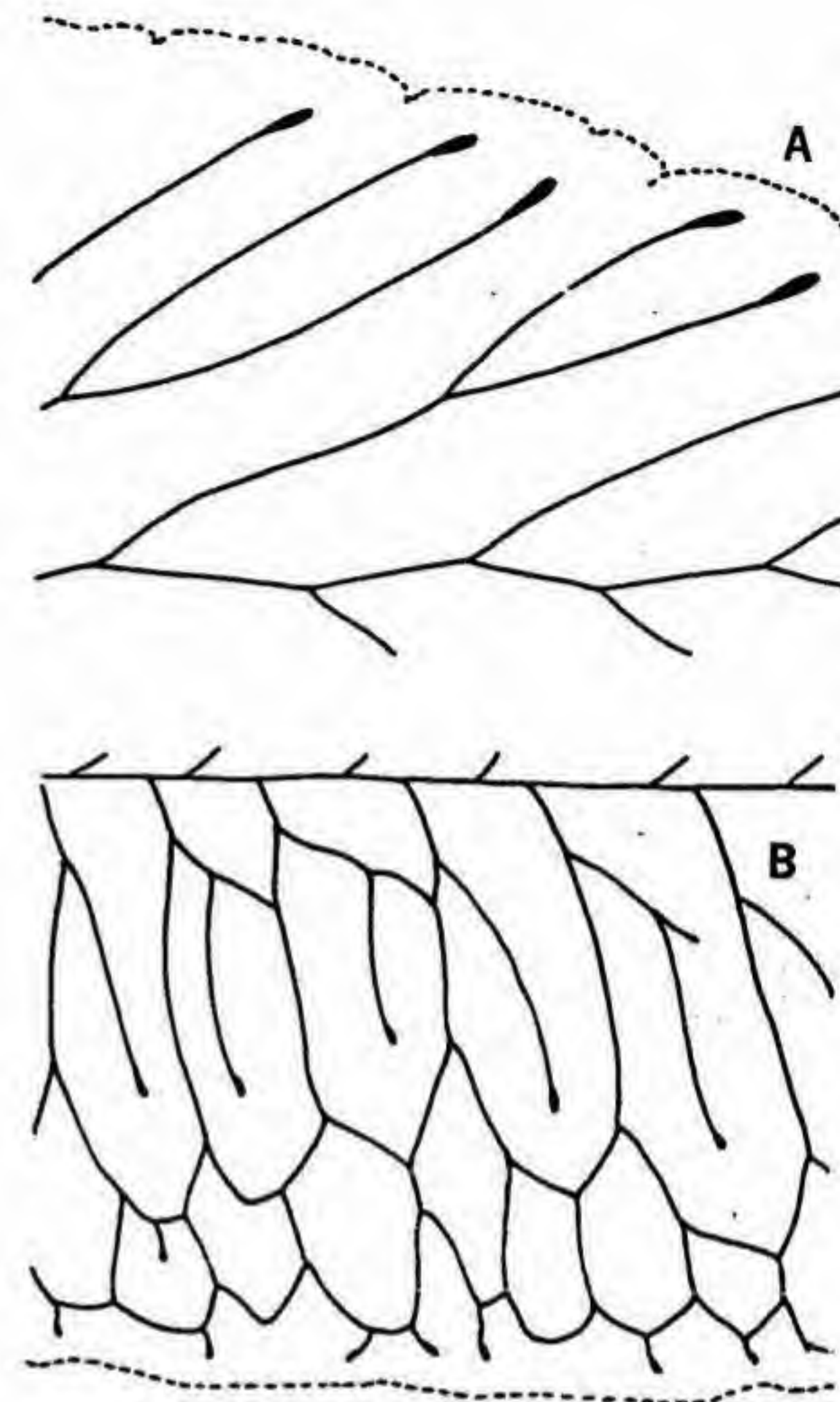


FIGURA 21-3 Nerviación en los helechos: A, parte de una pínula aclarada de *Microlepia*, mostrando la nerviación abierta, x 20; B, parte de una pínula aclarada de *Polypodium*, mostrando la nerviación reticulada, x 20.

bien visibles, y con frecuencia adoptan formas particulares como las de C o de U. Estos rastros dejan grandes intersticios en el cilindro vascular con la excepción de las especies poseedoras de protostela.

En algunos helechos con tallos grandes, como en los helechos arborescentes, la absorción de agua queda incrementada gracias al desarrollo de haces accesorios tanto por fuera como por dentro del cilindro vascular. En algunos helechos, este desarrollo suplementario es tan pronunciado que llega a originar otro cilindro por fuera o dentro del cilindro primario. De este modo, un corte transversal de un helecho grueso o columnar nos permitirá ver una masa fundamental de parénqui-

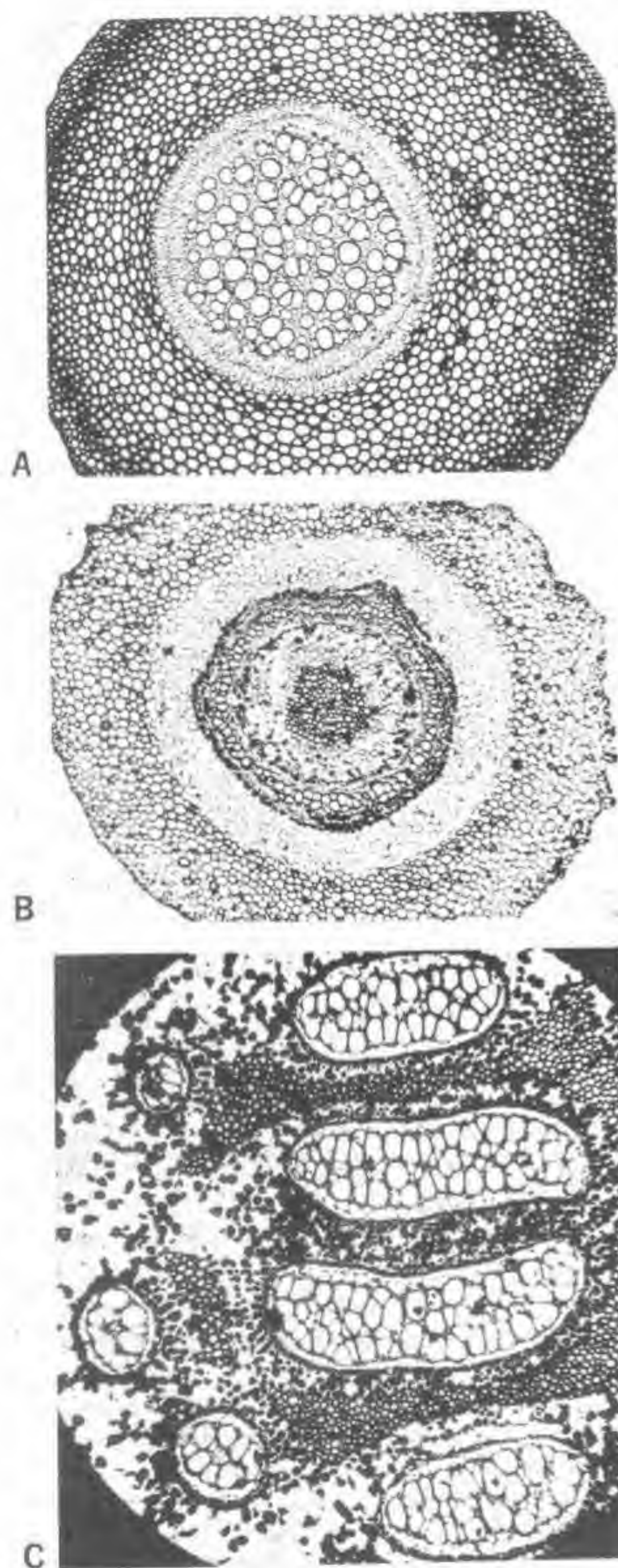


FIGURA 21-4 Estelas de helechos: A, corte transversal de un tallo de *Gleichenia*, mostrando la protostela, el córtex y la epidermis, x 3; B, solenostela del tallo de *Dicksonia*, x 3; C, dictiostela del rizoma de *Pteridium*, x 8.

ma y de esclerénquima en la que se hallan inmersos diversos haces vasculares (fig. 21-51, pág. 447).

La estructura interna de las hojas de los helechos nos muestra un mesófilo que en algunas especies está diferenciado en un parénquima empalizada y un parénquima lagunar (fig. 21-5 A). Los espacios aéreos intercelulares son numerosos y su tamaño varía según las especies. Los nervios están ramificados según las especies, con xilema adaxial y floema abaxial, y con frecuencia se hallan rodeados por bandas de esclerénquima. La epidermis está ligeramente cutinizada. Prácticamente todas las células epidérmicas poseen cloroplastos, incluso las células oclusivas de los estomas. Normalmente estos se encuentran exclusivamente limitados a la superficie inferior.

REPRODUCCION

En los helechos actuales, las estructuras reproductoras pueden consistir en esporangios aislados o en **sinangios** (esporangios soldados). Los esporangios pueden aparecer aislados o agrupados en soros. En algunos géneros, los soros están cubiertos por una expansión escumiforme del tejido foliar, el **indusio**, o bien pueden ser desnudos (fig. 21-5 B-F). Normalmente, los esporangios y los sinangios aparecen sobre la superficie abaxial de las pínulas, pero en algunos helechos son marginales y en unos pocos géneros aparecen sobre pedúnculos especializados que se cree corresponden a frondes fuertemente reducidas. Los esporangios no nacen nunca sobre esporangióforos, como ocurría en las articuladas, ni sobre la superficie adaxial, como en los licopodófitos.

La mayoría de los helechos son homósporos, pero algunos representantes fósiles y los géneros actuales de los helechos acuáticos (marsileales y salviniales) son heterósporos. El tamaño de las esporas de los géneros homósporos varía de 15 a 90 micras y poseen ornamentaciones extremadamente variadas. Las esporas pueden ser trirrasgadas o monorrasgadas, pero las primeras son las más frecuentes.

Los dos tipos ontogenéticos de desarrollo esporangial de los helechos son el **eusporangiado** y el **leptosporangiado** (fig. 21-6). En el desarrollo eusporangiado, el esporangio aparece a partir de uno o varios primordios superficiales de la superficie abaxial de la lámina. Después de la división periclinal de las células primordiales, las células

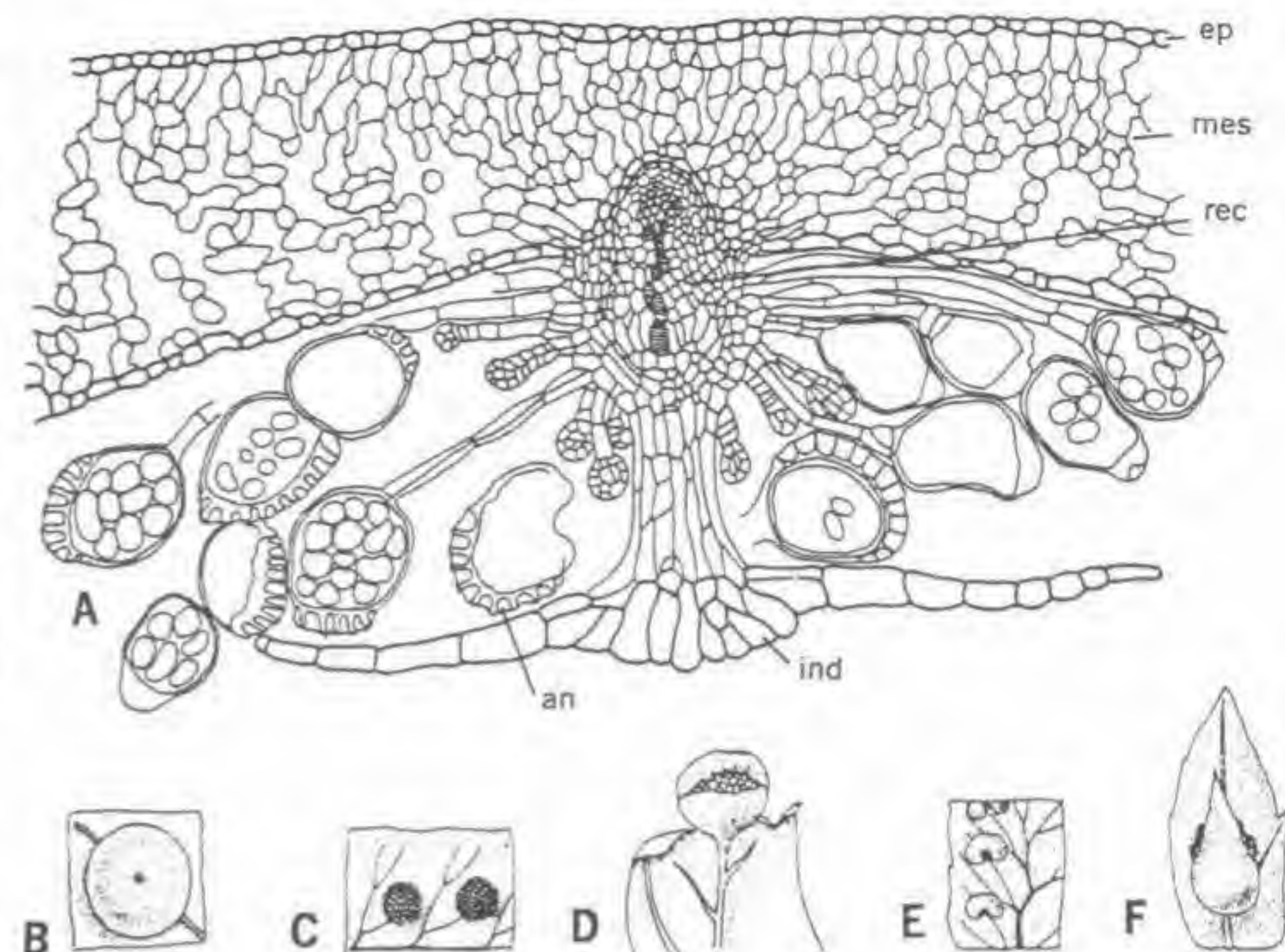


FIGURA 21-5 Soros de los helechos: A, corte vertical del soro de un helecho, mostrando el receptáculo (*rec*) en cuyo interior se encuentran traqueidas escalariformes, el indusio (*ind*) que parte del receptáculo, y los esporangios pedunculados y provistos de anillo (*an*); sobre ellos se observa el mesófilo (*mes*) y la epidermis (*ep*) de la hoja x 25; B-F, soros de diferentes especies, con diversos tipos de indusio, x 10; C, soros exindusiados, x 10.

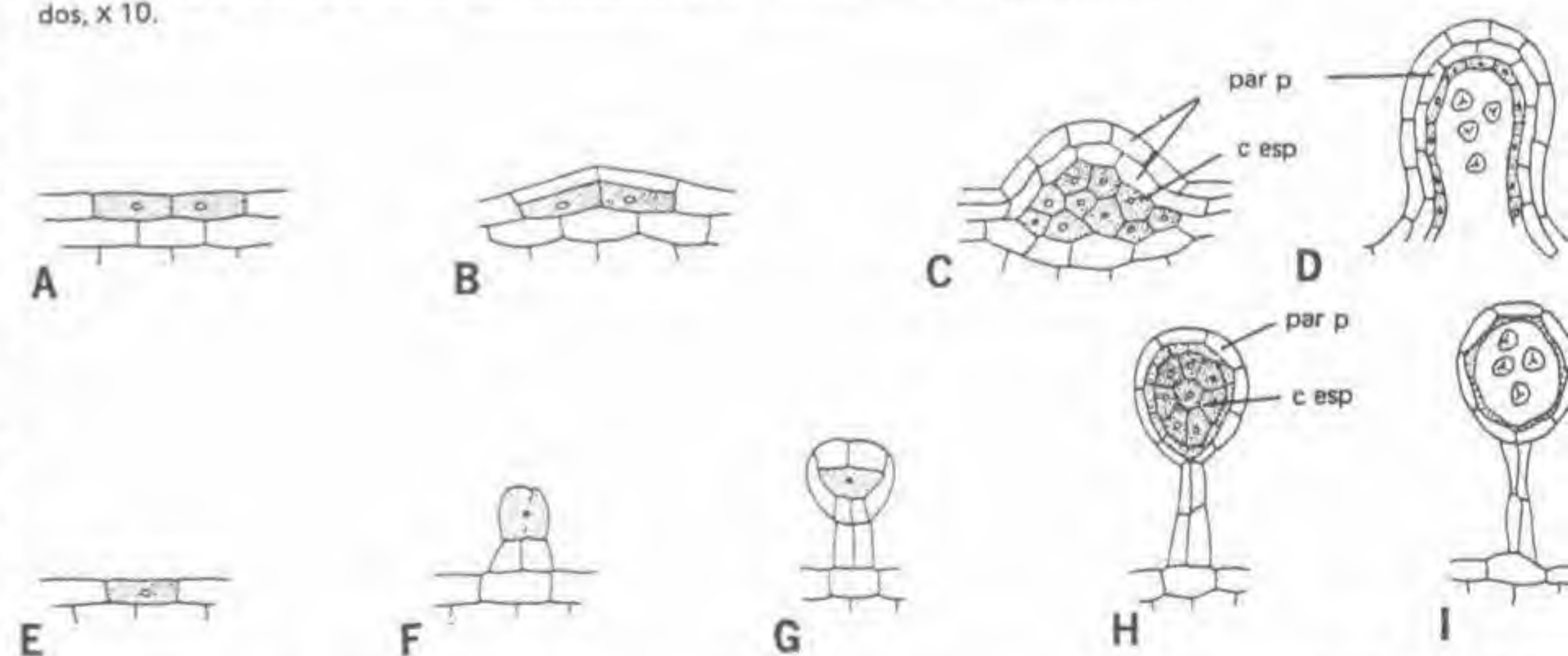


FIGURA 21-6 Dos tipos de desarrollo esporangial: A-D, desarrollo eusporangiado, con la pared pluriestratificada (*par p*) rodeando las células espermatógenas (*c esp*), x 120; E-I, desarrollo leptosporangiado, en el cual son células primordiales las que forman tanto la pared como los tejidos espermatogénicos, sostenidos todos por un pedúnculo, x 120.

hijas interiores originan las células esporógenas, mientras que las células hijas exteriores forman la pared esporangial. Una vez maduro, este tipo de esporangio es relativamente grande, y presenta una pared constituida por varias capas de células

que contienen un gran número de esporas. En el desarrollo leptosporangial, el esporangio se origina a partir de una sola célula primordial que se encuentra en la superficie del limbo foliar. Se divide periclinamente, pero tanto las células es-

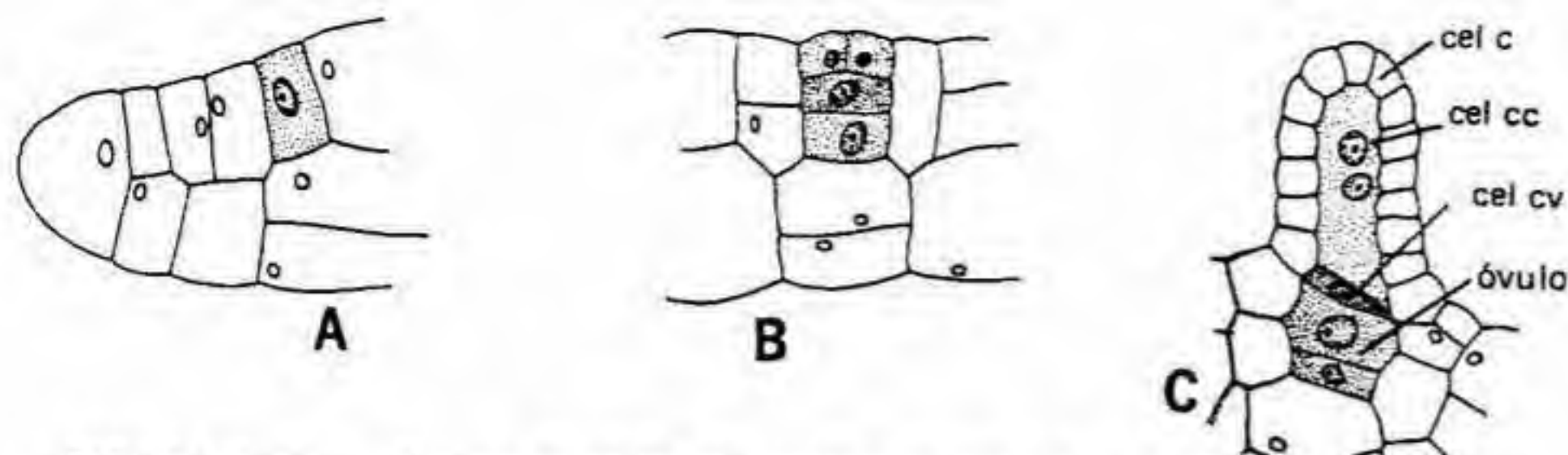


FIGURA 21-7 Desarrollo de los arquegonios en los helechos: A, primordio arquegonial unicelular ubicado en la pared del protalo, x 250; B, varias células arquegoniales derivadas de la primordial, x 250; C, arquegonio maduro con células del cuello (cel c), células del canal del cuello (cel cc), célula del canal ventral (cel cv) y óvulo. (Según Stokey, con permiso de *Botanical Gazette*.)

porógenas como las células parietales se forman a partir de la célula hija exterior. Una vez maduro, el esporangio es pequeño, posee una pared monoestratificada y contiene un pequeño número de esporas. Con frecuencia los helechos se clasifican según el tipo de desarrollo de sus esporangios: las filicales, marsilea y salviniales son leptosporangiadas; los otros órdenes son eusporangiados.

Los gametófitos de los helechos están constituidos por un protalo que produce gametangios y células sexuales. El desarrollo del gametófito es exosporico. En algunos helechos, el protalo es macizo y presenta varias o muchas capas de células. En otros, puede ser cordiforme y monoestratificado. El crecimiento de los protalos queda asegurado por la actividad de una o más células apicales.

Los protalos de los helechos homósporos son casi siempre bisexuales pero, por regla general, los anteridios maduran en ellos antes que los arquegonios, lo cual reduce la probabilidad de la autofecundación. Los arquegonios tienen forma de botella, con el vientre hundido en el tejido del protalo (fig. 21-7). El cuello, que emerge al exterior, está formado por varias o muchas filas de células. Por regla general existe una célula del canal del cuello binucleada, una célula del canal ventral y un gran óvulo en el vientre. Así pues, estos arquegonios son muy parecidos a los de *Equisetum* y de los licopodófitos actuales.

Los anteridios son estructuras globulosas que pueden estar hundidas en el protalo o sésiles sobre él (fig. 21-8). Investigaciones recientes han puesto de manifiesto que una sustancia denominada factor anteridial parece actuar estimulando la aparición de anteridios en los jóvenes protalos, mediante la eliminación de un factor que inhibe la formación de los anteridios. Estos están formados por una capa externa de células estériles con una célula opercular en forma de casquete en la parte superior, que se abre para soltar los

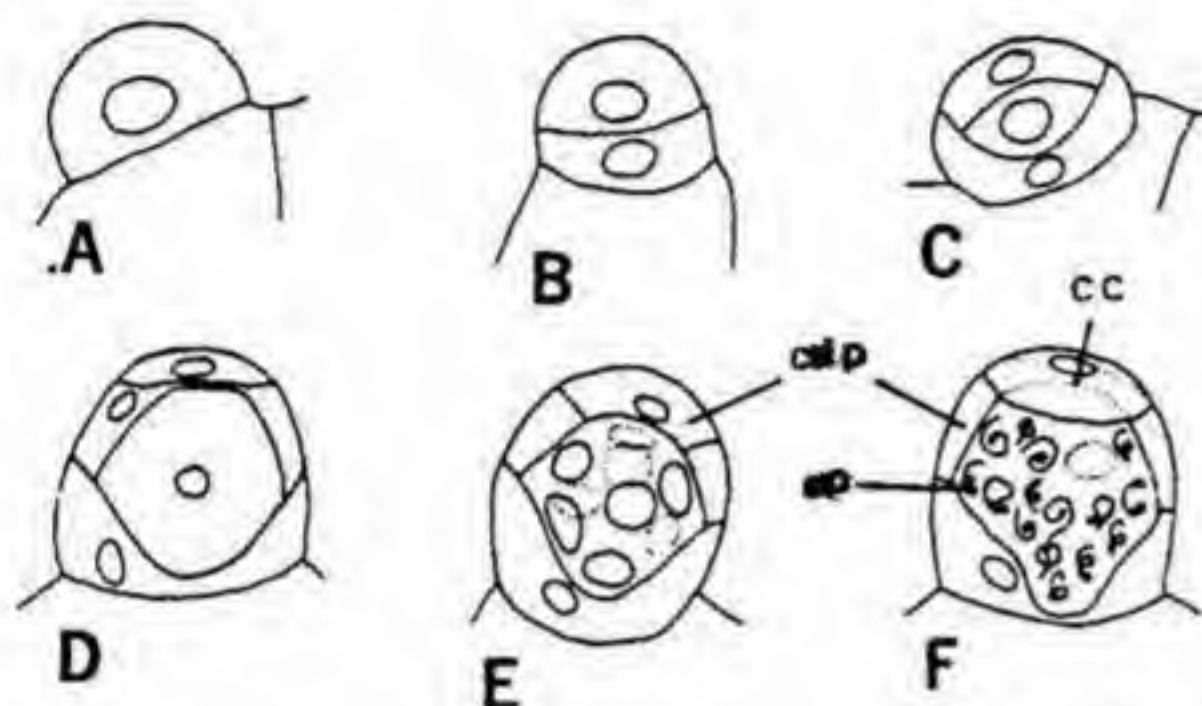


FIGURA 21-8 Desarrollo del anteridio en los helechos. Las células de la pared (cel p) están empezando a formarse en C, y en F se han diferenciado la célula en casquete (cc) y los espermatozoides (esp), x 420. (Según Davie, con permiso de *American Journal of Botany*.)

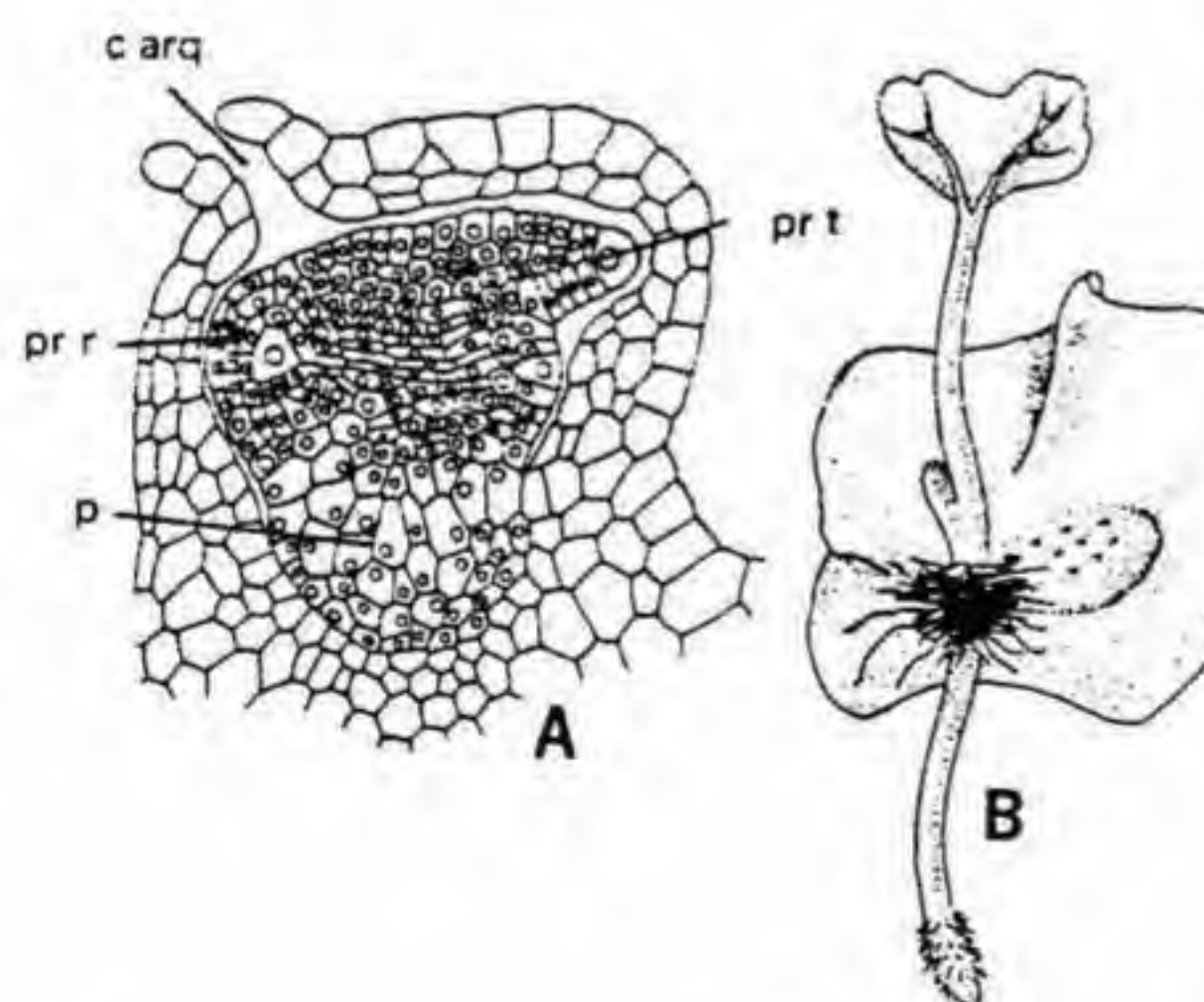


FIGURA 21-9 Embrión de los helechos: A, embrión confinado en el vientre del arquegonio, mostrando el pie (p), el primordio de la raíz (pr r), el primordio del tallo (pr t) y el cuello del arquegonio (c arq), x 100; B, esporófito joven de helecho, con raíz, tallo y la primera hoja (unido todavía al protalo), x 2. (A, según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co; B, según Campbell.)

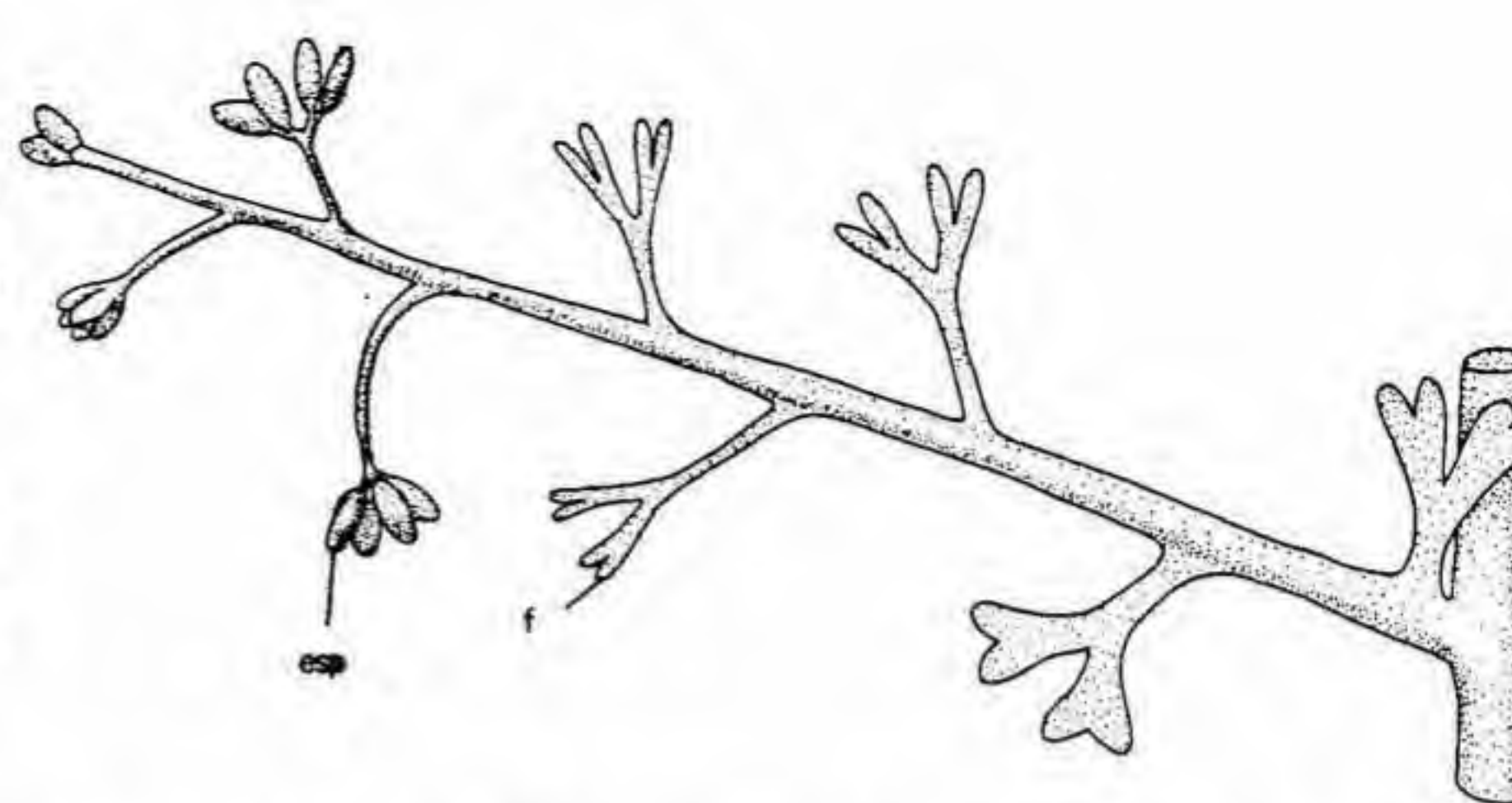


FIGURA 21-10 Ramita lateral de *Protopteridium*, con apéndices estériles foliáceos (f) y esporangios sostenidos por pedúnculos (esp), x 3. (Según Halle, con permiso de *Paleontologica Sinica*.)

espermatozoides. Estos últimos son grandes, arrollados en espiral y multiflagelados. En muchos helechos, parece ser que los espermatozoides se mueven hacia los arquegonios al ser atraídos químicamente por ácido málico o alguna otra sustancia segregada por el arquegonio.

Normalmente, con la fecundación comienza el desarrollo de un embrión (fig. 21-9 A). En una fase avanzada, el embrión está formado por los primordios radical, caulinar y foliar, junto con un pie considerable, que sirve como haustorio para captar sustancias alimenticias a partir del protalo y ponerlas a disposición del embrión. Sólo en unos pocos géneros se desarrolla un suspensor. Poco tiempo después de que el esporófito joven quede fijado en el suelo, el protalo y la raíz primaria se marchitan y mueren (fig. 21-9 B). La función de la raíz queda pronto relevada gracias al desarrollo de raíces adventicias que parten del periciclo del tallo joven.

PREHELECHOS

ORDEN PROTOPTERIDIALES. Es posible que los seis géneros de plantas de este orden no estén íntimamente relacionados, pero todos presentan características primitivas pteridioides. Se han encontrado en el Devónico medio y superior. Hay quien cree que los géneros de las Protopteridiales son puntos de partida de los cuales han evolucionado grupos posteriores de helechos, aunque las relaciones exactas entre estos grupos son oscuras. La mayoría de estos prehelechos presentan características parecidas o idénticas a las de los psilófi-

tos, y por ello, algunos investigadores creen que los prehelechos están más íntimamente relacionados con los psilófitos que con los pterófitos.

Los representantes de las protopteridiales tienen en general aspecto de helecho, pero presentan poca diferenciación entre tallos y hojas. En la mayoría de las plantas, los extremos de los apéndices están más o menos aplanados y extendidos, formando láminas parecidas a pinnulas, pero éstas no son anchas como las de una fronde verdadera. Los esporangios son todos terminales y suelen estar reunidos en grupos. Carecen de tejido de dehiscencia especializado (es decir de anillo), y se cree que todos ellos expulsaban las esporas por un poro o fisura apical.

Un género clásico, *Protopteridium*, perteneciente a este grupo, se ha encontrado en la parte oriental de Norteamérica, en Europa y en China (fig. 21-10). El tallo tiene un tipo de ramificación simpódica, con ramas terminales divididas dicotómicamente. Las ramas laterales presentan apéndices aplanados que recuerdan una fronde muy sencilla. Algunos de los apéndices, en particular hacia el extremo de las ramas, llevan esporangios ovales en sus extremos. Nada se sabe sobre la estructura interna del eje ni de los apéndices.

Otro género, perteneciente a las protopteridiales es *Svalbardia*, del Devónico de las Islas Spitzberg, Alemania y Canadá (fig. 21-11). De acuerdo con la reconstrucción obtenida a partir de numerosos ejemplares fragmentarios, estaba formado por un eje monopódico de unos 2 m de longitud. Las ramas laterales eran casi opuestas. Las ramas estériles se dividían dicotómicamente

para formar apéndices terminales que eran ligeramente aplastados, o simples extremos de ramas no aplastados. Estos apéndices, que se considera correspondían al limbo foliar, poseían según parece un solo nervio.

Algunas de las ramas laterales primarias presentan ramas secundarias laterales que originan esporangios a lo largo del borde anterior. Estos esporangios tienen unos 2 cm de longitud, son ovalados o circulares y están sostenidos por cortos pedúnculos.

Otro género, *Aneurophyton*, es notable por su leño secundario bien desarrollado, y probablemente alcanzaba dimensiones de arbusto o de arbolito (fig. 21-12 A, B). La ramificación es monópoda como en *Svalbardia*, con ramas laterales portadoras de filas de estructuras divididas dicotómicamente que se interpretan como frondes. Los esporangios, reunidos en grupos en los extremos de las ramas parecían hojas modificadas. En el tallo, la protostela, maciza, era trirradiada (triarca) y estaba completamente rodeada por xilema secundario. Algunos de los ejemplares más pequeños tienen un córtex con tiras dispersas de esclerénquima.

Los géneros restantes, que presentan un desarrollo semejante con estructuras parecidas a pinnulas muy rudimentarias y esporangios terminales, respaldan el sentimiento general de que las Protopteridiales representan el grupo de ancestral partida de los helechós. Si estos prehelechos derivaron realmente de los Psilófitos o evolucionaron a partir de un grupo más antiguo, es un problema todavía no resuelto sobre el cual se inclinan activamente los paleobotánicos que investigan los fósiles del Silúrico y del Devónico.

ORDEN CLADOXILALES. Los prehelechos incluidos en este orden vivieron desde el Devónico medio hasta el Carbonífero. Algunas plantas de este orden se encuentran en tiempos geológicos anteriores a los de las protopteridiales, pero algunas diferencias notables dentro de las Cladoxilales nos indican que representan una línea de evolución especializada que se extinguió a finales del Carbonífero. De hecho, algunos aspectos de las Cladoxilales parecen indicar la posibilidad de que este grupo no esté relacionado en absoluto con los pterófitos, sino que puede corresponder a una línea de evolución completamente distinta. De entre los diversos géneros conocidos, el mejor estudiado es *Pseudosporochnus*, del Devónico medio (fig. 21-13). Convenientemente reconstruida, la planta parece tener el aspecto de un peque-

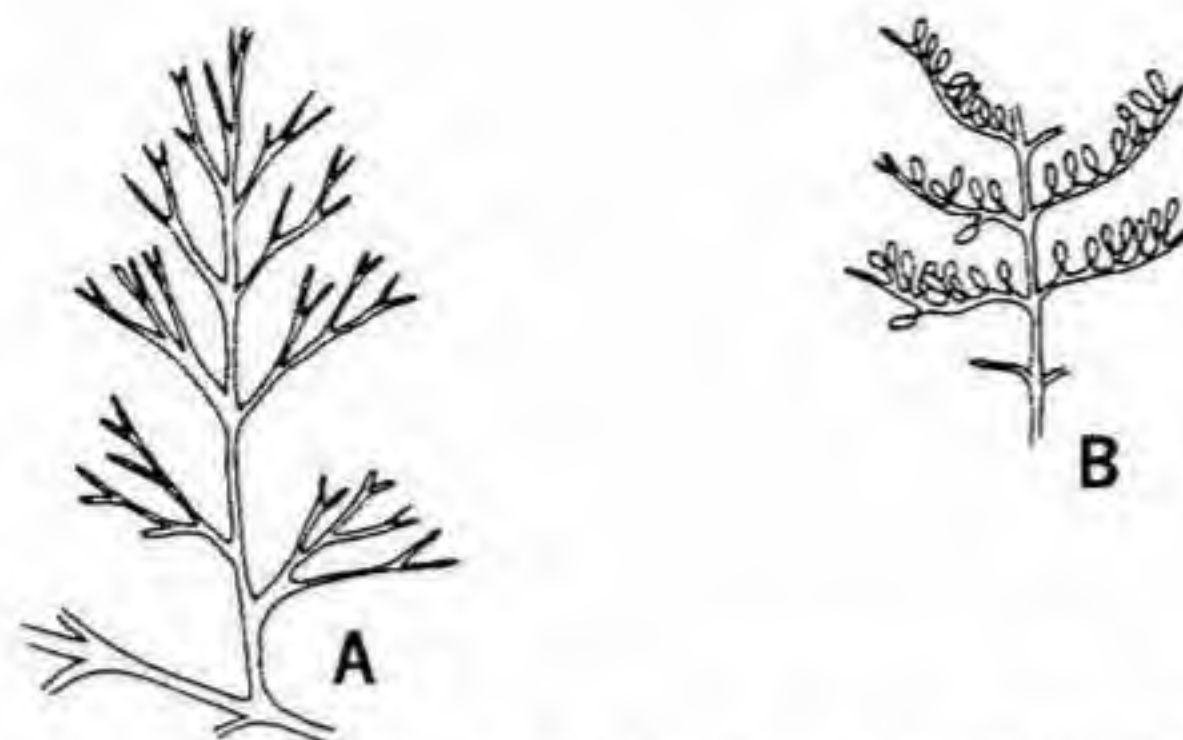


FIGURA 21-11 *Svalbardia*: A, rama estéril con apéndices dicotómicos que probablemente funcionaban como hojas, x 0,5; B, rama fértil con esporangios unidos al borde anterior de los apéndices, x 0,5. (De Andrews, con permiso de John Wiley & Sons, Inc.)

ño árbol muy ramificado. El tallo principal, alcanza una longitud de por lo menos 25 cm y un diámetro de 3 cm, posee raíces en la base y forma una copa constituida por ramas de primer orden en la parte superior. Estas primeras ramas se ramifican en conjuntos de ramas de segundo orden, los cuales se dividen a su vez dicotómicamente en ramas terminales (fig. 21-13 D). Estos últimos dos órdenes de ramas presentan frondes delicadas implantadas en espiral. Cada una de ellas está formada por apéndices finos y aplanados que se dividen dicotómicamente repetidas veces. Algunos frondes son totalmente estériles, mientras que otros representan partes estériles y partes fértiles. En los segmentos fértiles se encuentran esporangios ovalados y sésiles sostenidos a pares en los extremos de los apéndices. Nada se sabe de las esporas.

La disposición del tejido vascular es privativa de este grupo, pero resulta parecida a la de otros géneros de cladoxilales (fig. 21-13 B, C). El xilema de las ramas está constituido por 16 a 21 columnas de sección transversal lineal, en U, o en V. El protoxilema está situado ligeramente hacia el exterior de cada columna, y su desarrollo es mesarca. La mayoría de las traqueidas tienen refuerzos escalariformes. Al parecer, las columnas de xilema se anastomosan entre sí en grado variable a lo largo de toda la longitud del eje. En *Cladoxylon*, otro género del Devónico y del Carbonífero, se encuentra un tipo de distribución de xilema muy parecido.

El tejido que rodea las columnas de xilema es parénquima con grupos circulares o elípticos de esclereidas que forman un círculo alrededor de los brazos del xilema. El córtex es parenquimático. No hay detalles de la epidermis.

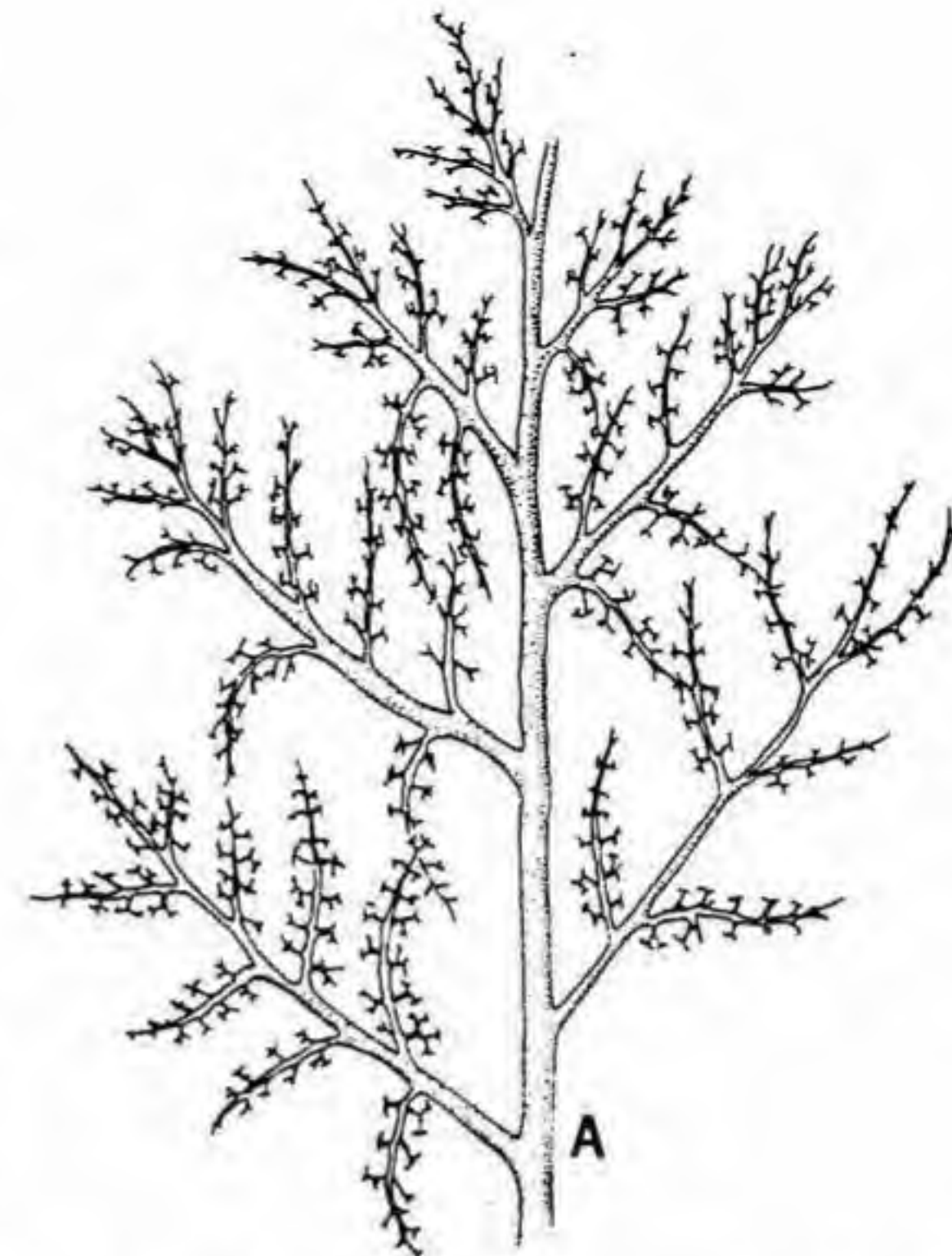
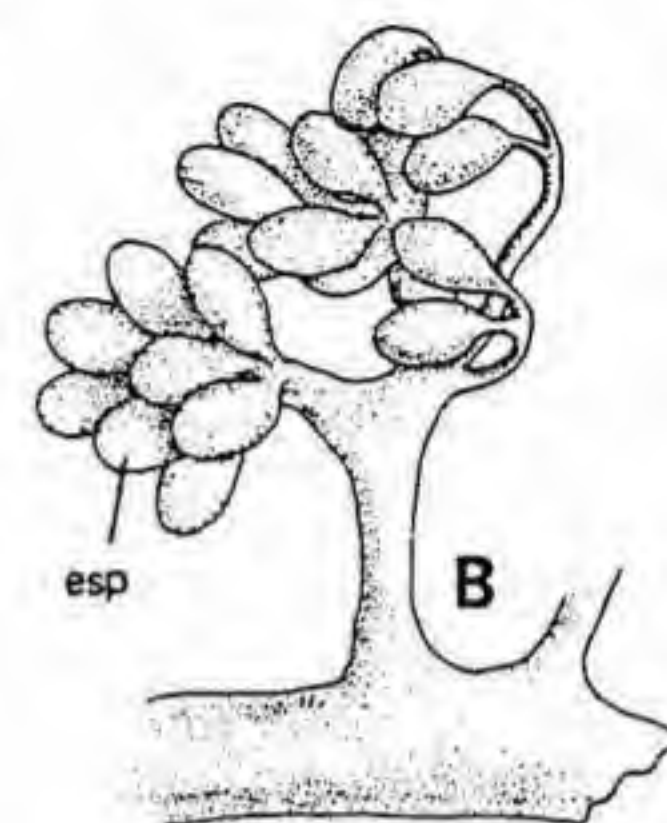


FIGURA 21-12 *Aneurophyton*: A, varias ramas sobre un eje, todas ellas con apéndices terminales bifurcados que probablemente actuaban como hojas, x 0,5; B, un pedúnculo fértil con esporangios (esp), x 20. (Según Kräusel y Weyland, con permiso de Senckenbergiana.)

Las relaciones exactas entre las cladoxilales y los demás grupos son problemáticas. La mayor parte de investigadores consideran a este orden como una línea de helechos especializada, pero otros creen que este grupo es el antecesor de las plantas con semilla por mediación de las pteridopermas (véase cap. 22). También se ha opinado que las cladoxilales constituyen un orden de plantas pteridioides* primitivas distinto de las protopteridiales. Una diferencia importante respecto de las protopteridiales es que éstas tienen los esporangios reunidos en grupos y sostenidos por apéndices especiales. Desgraciadamente nada se sabe de la estructura interna de las protopteridiales, por lo cual no puede establecerse una comparación directa con las cladoxilales a este respecto.

ORDEN CENOPTERIDALES. Las plantas de este orden son principalmente conocidas gracias a investigaciones realizadas en restos petrificados procedentes desde finales del Devónico hasta el Pérmico. Muchas de las características de las cenopteridales son primitivas, y es muy probable que muchas de las plantas incluidas en este orden sean las mismas que las incluidas en las protopte-



ridiales cuando se las encontraba en forma de impresiones.

En general se reconocen cuatro familias. Todas ellas tienen tallos protostélicos, apéndices en forma de fronde que se ramifican en tres dimensiones, y esporangios en posición terminal sobre apéndices fértiles.

Botryopteris, uno de los géneros mejor conocidos, se encuentra desde principios del Carbonífero hasta el Pérmico; con frecuencia petrificado dentro de bloques de carbón (fig. 21-14). El tallo es fino, ramificado y de sólo unos pocos milímetros de diámetro. Posee una protostela cilíndrica y mesarca, en la cual el floema rodea completamente al xilema. No se conocen tejidos secundarios. Las frondes están dispuestas en espiral, y en una especie, por lo menos, tienen pinnulas aplanadas sobre las pinnas. Los pecíolos de *Botryopteris*, son especialmente característicos, por tener su xilema la forma de la letra griega omega: ω (fig. 21-15 A-C). Los esporangios se encuentran reunidos en grupos de varios centenares sobre pedúnculos con el mismo rastro de xilema en ω . Los esporangios, homósporos, están en posición terminal sobre cortos pedicelos.

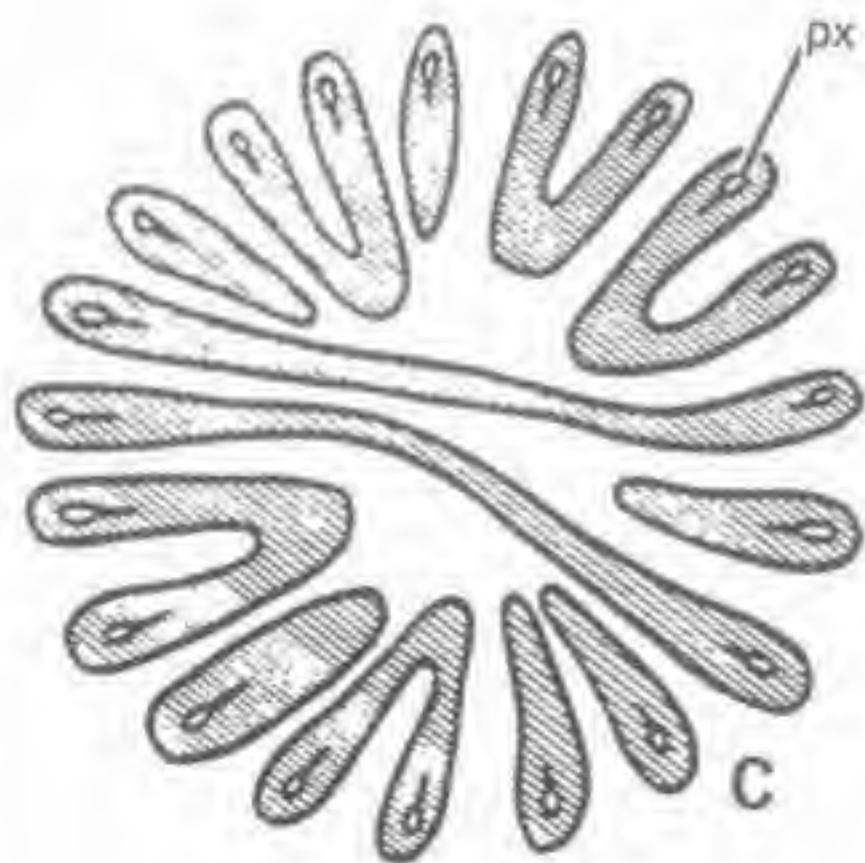
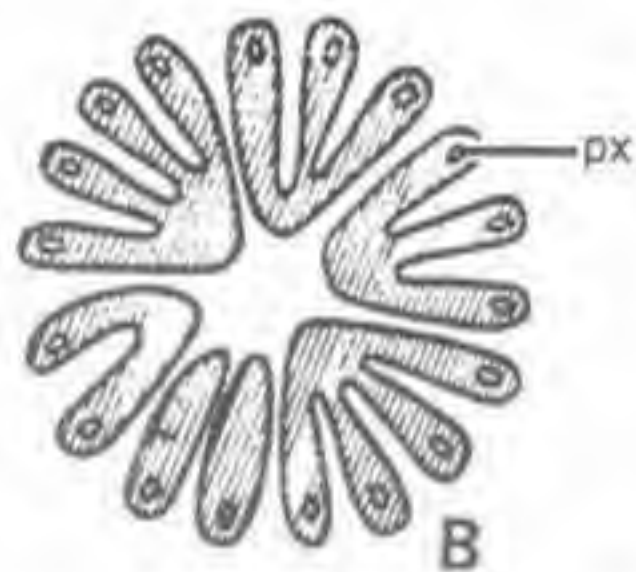
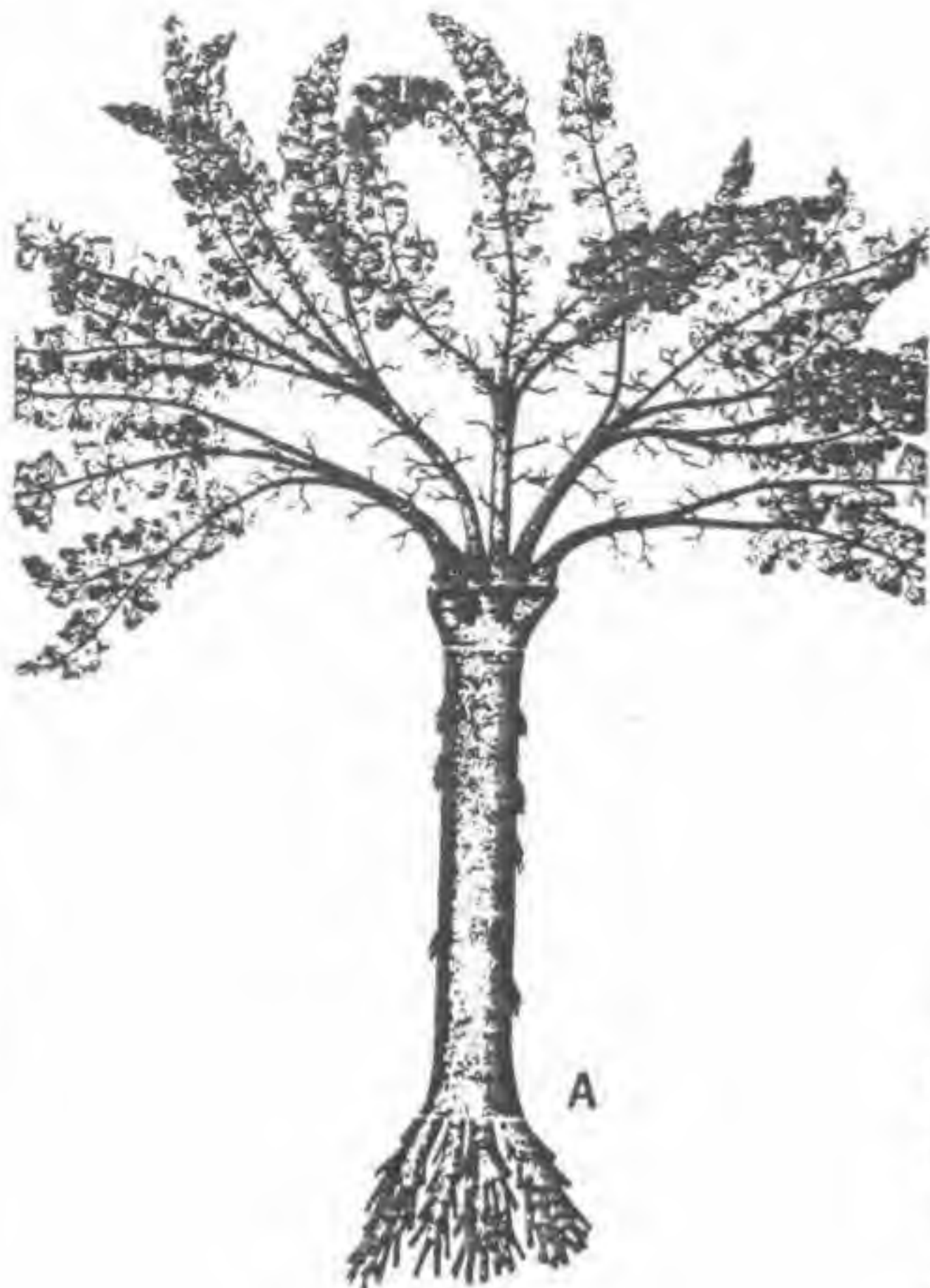


FIGURA 21-13 *Pseudosporochneus*: A, reconstrucción de una planta completa, mostrando las raíces, tallo columniforme, ramificaciones de primer orden digitadas y apéndices foliáceos; B, C, dos tipos de disposición de los haces vasculares que corresponden a una rama de tercer orden, B, y a una de primer orden, C, mostrando la localización del protoxilema (px); D, tallo y ramificación digitada, x 0,75. (Fotografía cedida por S. Leclercq, de Leclercq y Banks, con permiso de *Palaeontographica*.)

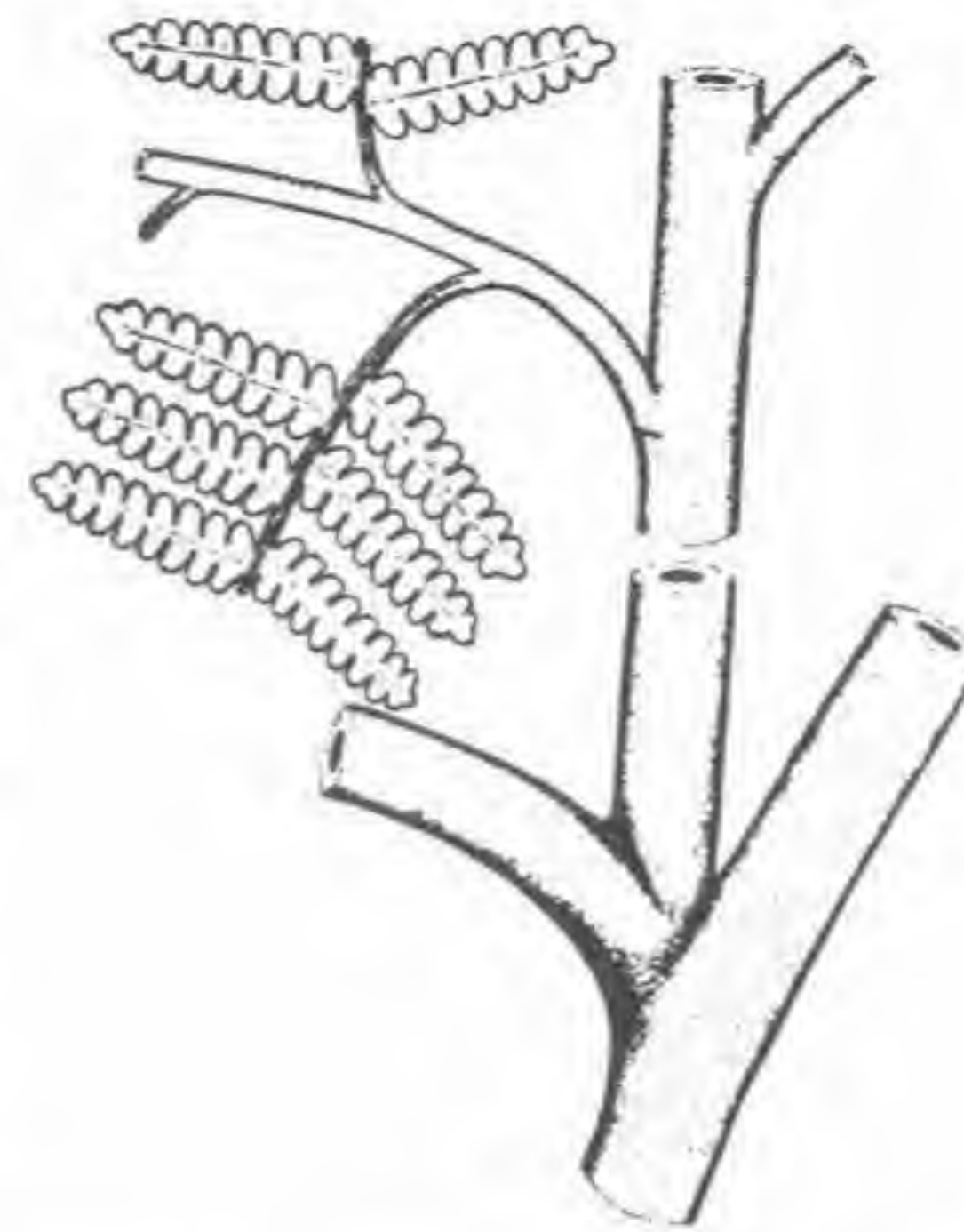


FIGURA 21-14 Reconstrucción del pecíolo y pínulas de *Botryopteris* (obsérvese el pecíolo con la característica forma en ω del haz vascular), x 4. (Según Delevoryas y Morgan, con permiso de *American Midland Naturalist*.)

En algunos de los géneros de otras familias de este orden los haces vasculares de los pecíolos, más modificados, presentan formas tales como la de dos áncoras opuestas, de una cruz o de campana.

Las cenopteridales corresponden en general a la organización típica de helecho, puesto que poseen protostelas mesarcas, frondes y esporangios provistos de anillo. Algunos investigadores han opinado que este grupo debe ser antecesor de los grupos de helechos más modernos; otros otorgan a las cenopteridales la consideración de un grupo especializado que se extinguió en el Pérmico. No obstante, se les señala a menudo como posibles descendientes de los psilófitos. Las cenopteridales han adquirido claramente estructuras típicas de helechos, y por ello resultan estar más íntimamente relacionadas con los pteridófitos. Si las cenopteridales —y sin duda los otros prehelechos primitivos— evolucionaron directamente a partir de los psilófitos o de otro grupo más primitivo, no se sabe en la actualidad. Sin embargo, el problema es muy interesante y de importancia, y está abierto a nuevos descubrimientos.

TABLA 21-1

DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LOS GENEROS ACTUALES DE LAS MARATTIALES

Género	Distribución
<i>Angiopteris</i>	Madagascar; Indo-malasia
<i>Archangiopteris</i>	Sudoeste de China; Formosa
<i>Christensenia</i>	Filipinas
<i>Danaea</i>	Américas
<i>Macroglossum</i>	Borneo
<i>Marattia</i>	Distribuido por la zona tropical; Nueva Zelanda
<i>Protomarattia</i>	Tonquín

LOS HELECHOS VERDADEROS

ORDEN MARATTIALES. Este orden, que comprende géneros actuales y géneros fósiles, se extiende desde el Carbonífero medio hasta la actualidad. Dentro de los límites de comparación posibles, se observa que los representantes más primitivos presentan estructuras muy parecidas a las de algunos géneros actuales, lo cual indica que existe una línea directa de descendencia desde el Carbonífero.

De entre los siete géneros actuales sólo uno, *Marattia*, está distribuido por ambos hemisferios (tabla 21-1). La mayoría de los géneros se encuentran en la parte tropical húmeda, particularmente en las islas del Indico Oriental y en las regiones continentales adyacentes.

Morfología y Anatomía general. Los tallos de la mayoría de los helechos del orden de las marattiales son cortos, robustos y erectos —aunque por lo menos uno de los fósiles alcanzaba la altura de un helecho arborescente, y un género actual tiene un tallo rastrero (fig. 21-16). Con la excepción de algunas especies de un solo género actual no existe ramificación, y las bases de las hojas son persistentes, exceptuando un género fósil.

Normalmente las frondes son muy grandes, ovales y una o varias veces pinnadas, con la excepción de un género (*Christensenia*) que posee frondes divididas en forma palmeada, en cinco lóbulos. La nerviación es dicotómica y abierta en seis de los géneros y reticulada en las demás

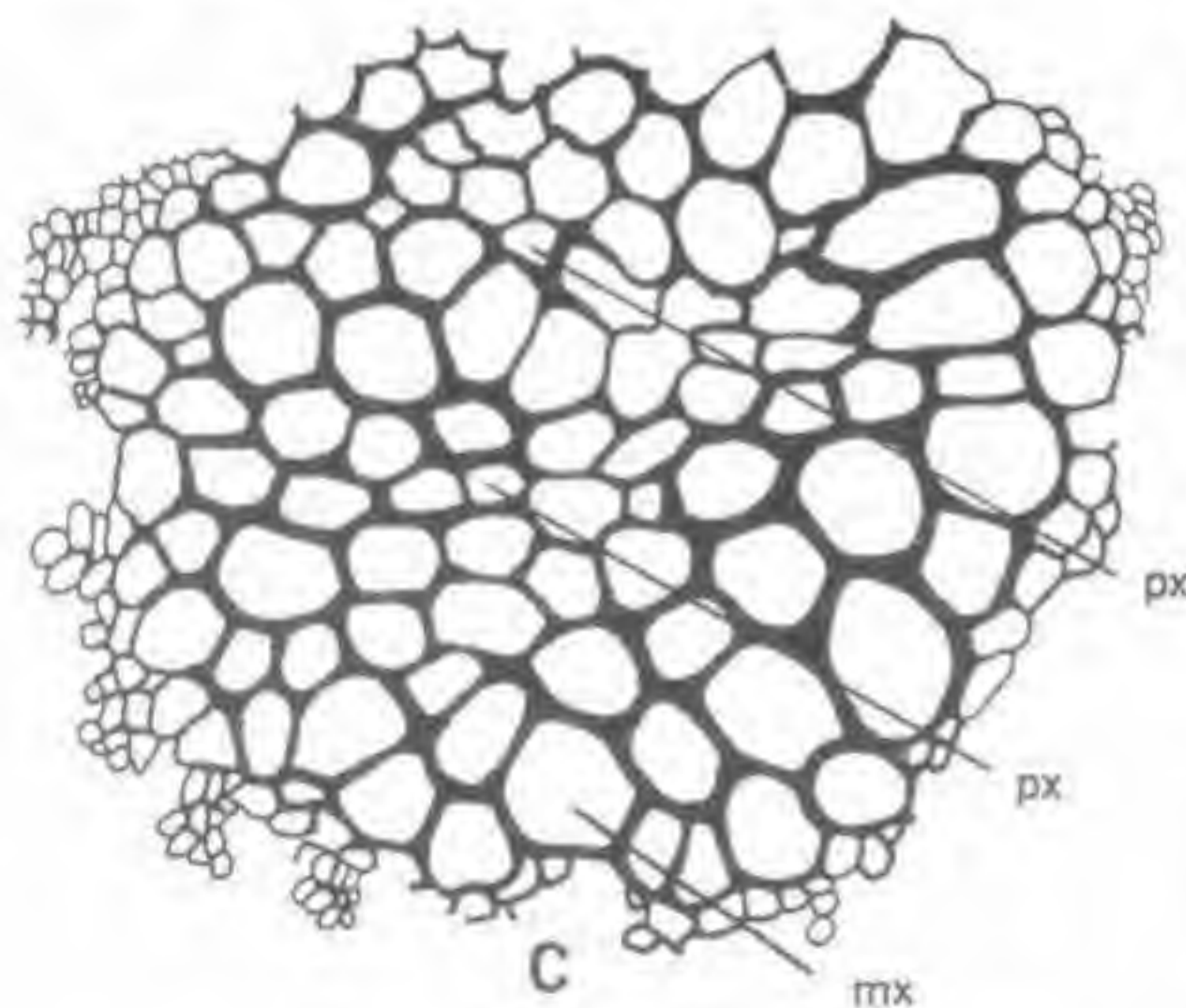
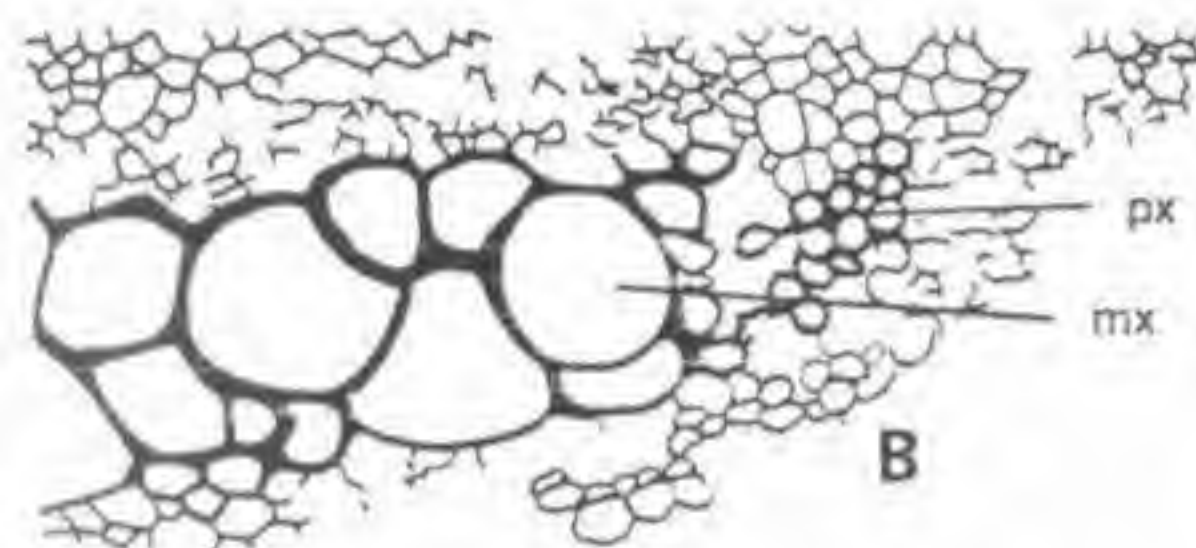
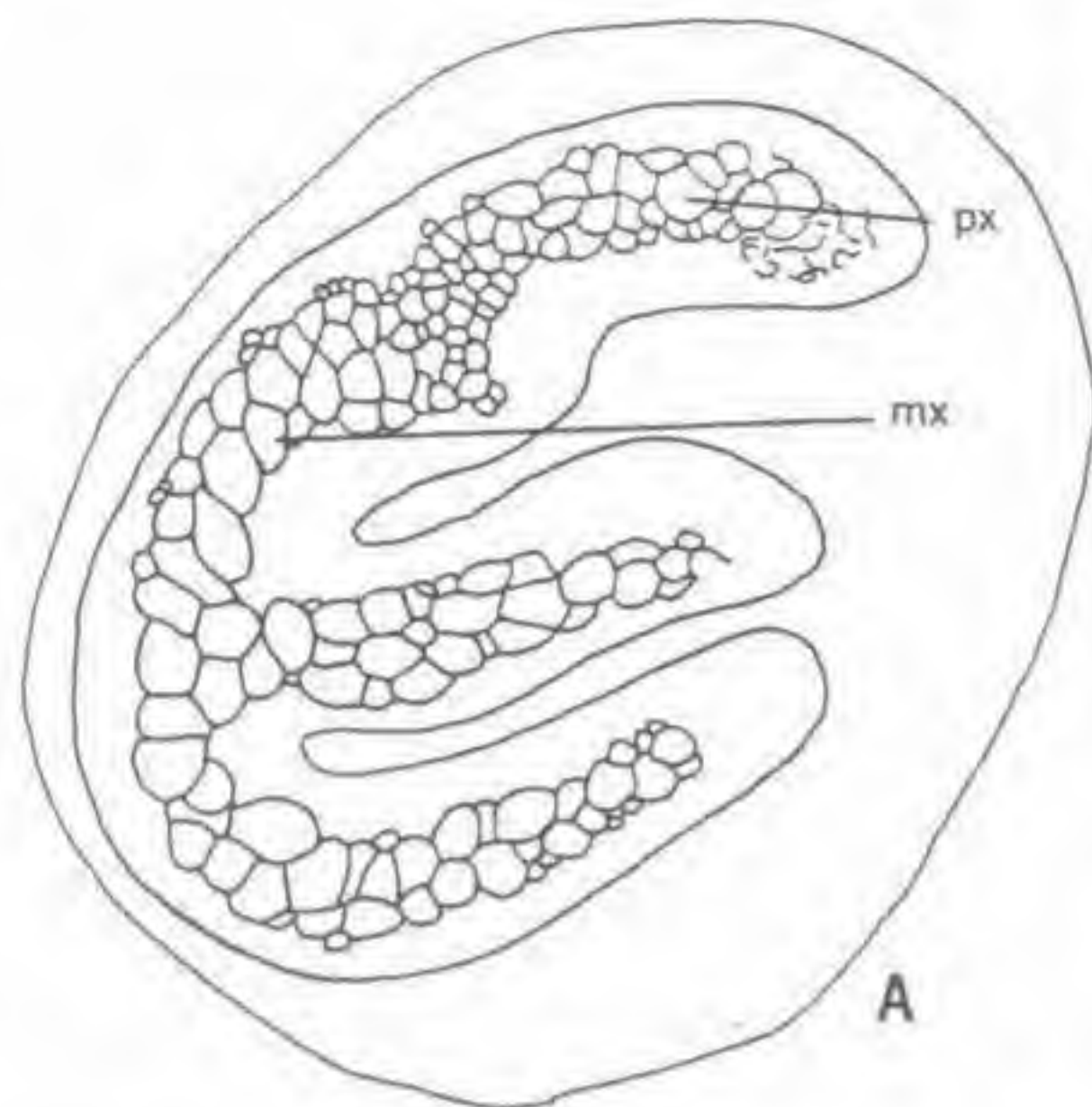


FIGURA 21-15 *Batryopteris*: A, corte transversal del haz vascular a nivel del pecíolo, mostrando la posición del protoxilema (px) y del metaxilema (mx), x 8; B, aspecto muy aumentado del ápice de un brazo del haz vascular, mostrando las pequeñas células del protoxilema y las células mayores del metaxilema, x 15; C, haz vascular del tallo, mostrando el protoxilema mesarca, x 7.

(*Christensenia*, fig. 21-17). Como ocurre en las ofioglosales entre los helechos, en la base del pecíolo de la fronde se encuentran dos estípulas carnosas.

El sistema radical está constituido generalmente por una serie de raíces adventicias, con una raíz que emerge de la base de cada fronde. Las raíces, gruesas y carnosas, se ramifican varias veces. Normalmente el tejido vascular es una actinostela, con varios o muchos puntos de protoxilema.

Reproducción. Los esporangios están reunidos en soros sobre la superficie abaxial de las pinnulas. Los soros suelen estar dispuestos en dos filas sobre la pinnula, con frecuencia sobre la superficie de un nervio. Carecen de indusio. Los esporangios sésiles son grandes y de origen eusporangiado, y son libres o se presentan fusionados en sinangios (fig. 21-18). La dehiscencia de los esporangios se verifica mediante una fisura o un poro terminal. Todas las marattiales son homósporas y presentan una amplia variedad de formas y de ornamentaciones de esporas. Cada esporangio produce de 1 500 a 7 000 esporas.

Los gametófitos de las marattiales son relativamente grandes y están constituidos por un protalo verde y aplanado que con frecuencia presenta una forma irregular y contiene un hongo endofítico. Los protalos crecen sobre la superficie del suelo, al cual están fijados por medio de rizoides. Los anteridios aparecen en ambas superficies, son grandes y están incluidos en el tejido (fig. 21-19 A), y llegan a producir varios espermatozoides arrollados en espiral y provistos de muchos flagelos. Los arquegonios están también inmersos, con de dos a tres filas de células en el cuello, una gran célula del canal del cuello y (exceptuando en un género) una gran célula en el canal ventral, encima del óvulo (fig. 21-19 B).

La primera división del óvulo fecundado es transversal. Las divisiones sucesivas forman un embrión macizo con un pie débilmente desarrollado, desprovisto de primordios individualizados de hojas, brote y raíz. Sólo en ciertos géneros se forma un suspensor, e incluso en este caso no de forma regular en todos los individuos. El eje longitudinal del embrión es paralelo al eje longitudinal del arquegonio, y los primordios del tallo y de las hojas se abren paso a través del protalo antes de emerger (fig. 21-19 C).

La anatomía del tallo de las marattiales es muy compleja. La capa cortical es parenquimática y contiene numerosos canales mucilaginosos. En los tallos jóvenes el tejido vascular se des-



FIGURA 21-16 *Angiopteris*: Aspecto general (izquierda) con el rizoma y las frondes, y (derecha) porción de una pinnula vista con detalle, con la nerviación. (Según Bitter, en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 1, pt. 4, pág. 437, fig. 240, 1902.)

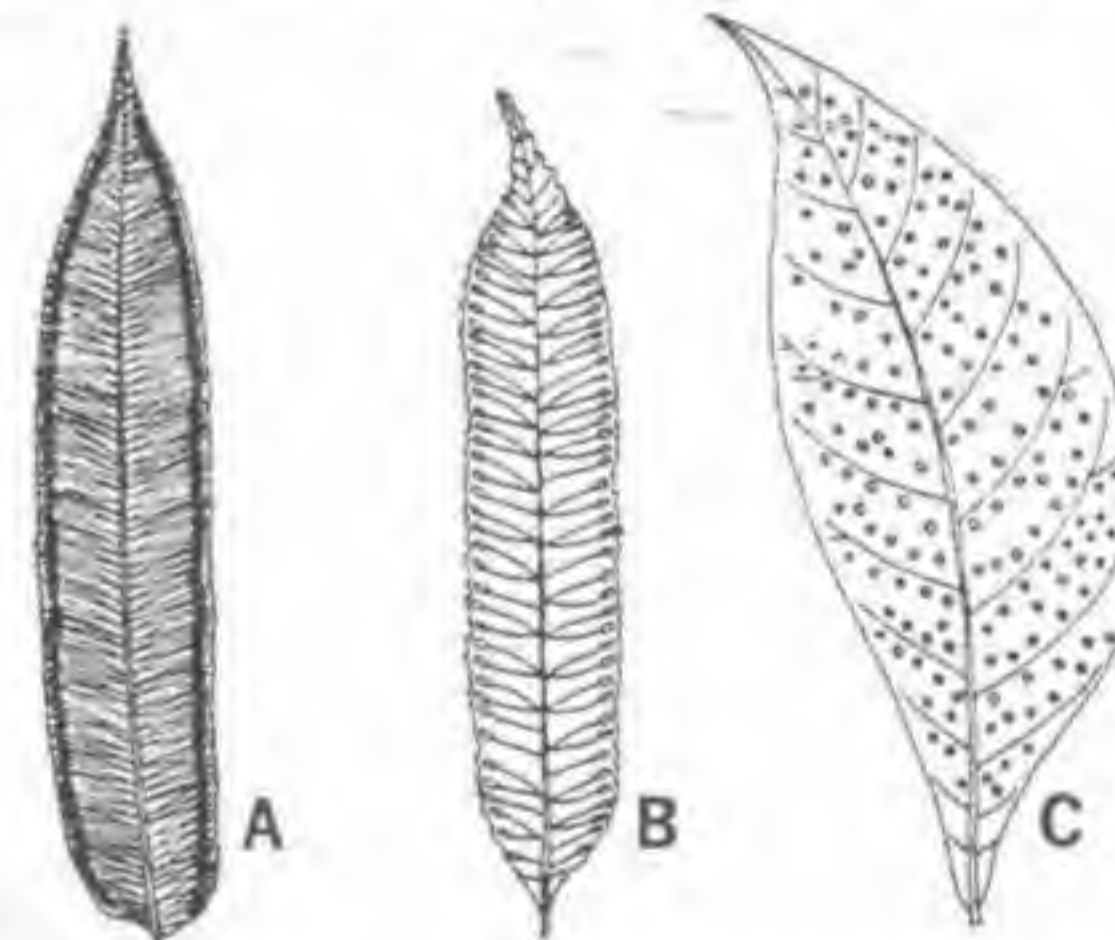


FIGURA 21-17 Pinnas de helechos de la familia de las Marattiales mostrando la forma, la nerviación y la disposición de los esporangios: A, *Angiopteris*, x 0,5; B, *Marattia*, x 0,5; C, *Christensenia*, x 0,5. (Según Bitter, en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 1, pt. 4, pág. 433, fig. 238 A, C, D, 1902.)

arrolla primero formando una protostela. Más tarde se diferencia en una sifonostela anfifloica, y en especies dotadas de grandes tallos acaba transformándose en una dictiostela (fig. 21-10 A) constituida por grandes intersticios foliares imbricados y haces vasculares anastomosados. Estos haces se forman con frecuencia en anillos concéntricos con xilema anficribral mesarca o endarca (fig. 21-20 B). Las traqueidas están provistas de punteaduras escalariformes como las del orden siguiente, las Filicales. El único caso de creci-

miento secundario corresponde a una ligera cantidad de xilema secundario que se observa en un género actual, *Angiopteris*.

Géneros fósiles. En el Carbonífero, normalmente en rocas asociadas con filones de carbón, se han encontrado restos de plantas que se considera corresponden a las marattiales. Estos fósiles están constituidos principalmente por restos petrificados de tallos, de pecíolos y de frondes, y por improntas de pinnulas con esporangios y sinangios unidos a ellas.

El género mejor conocido de los que presentan estructuras vegetativas es *Psaronius*. A juzgar por las reconstrucciones basadas sobre restos petrificados, esta planta alcanzaba el porte de un helecho arborescente, con un tronco columnar atenuado hacia lo alto, rematado por un penacho de frondes (fig. 21-21). Un estudio detenido ha puesto de manifiesto que el tronco estaba constituido por un tallo central rodeado por una región gruesa y compacta de raíces adventicias. Hacia lo alto el tallo verdadero es más grueso y el cilindro de raíces adventicias se hace más delgado. Se ha supuesto que el principal soporte mecánico de que disponía *Psaronius* se lo daba este grueso recubrimiento de raíces, como ocurre en muchos helechos verdaderos actuales como *Cyathea*. Hay ejemplares de este último género que alcanzan una altura aproximada de 20 m, y el tronco, que es delgado, es aguantado principalmente por una gruesa capa de raíces que recubre la porción inferior del tallo (fig. 21-1 B, pág. 410).

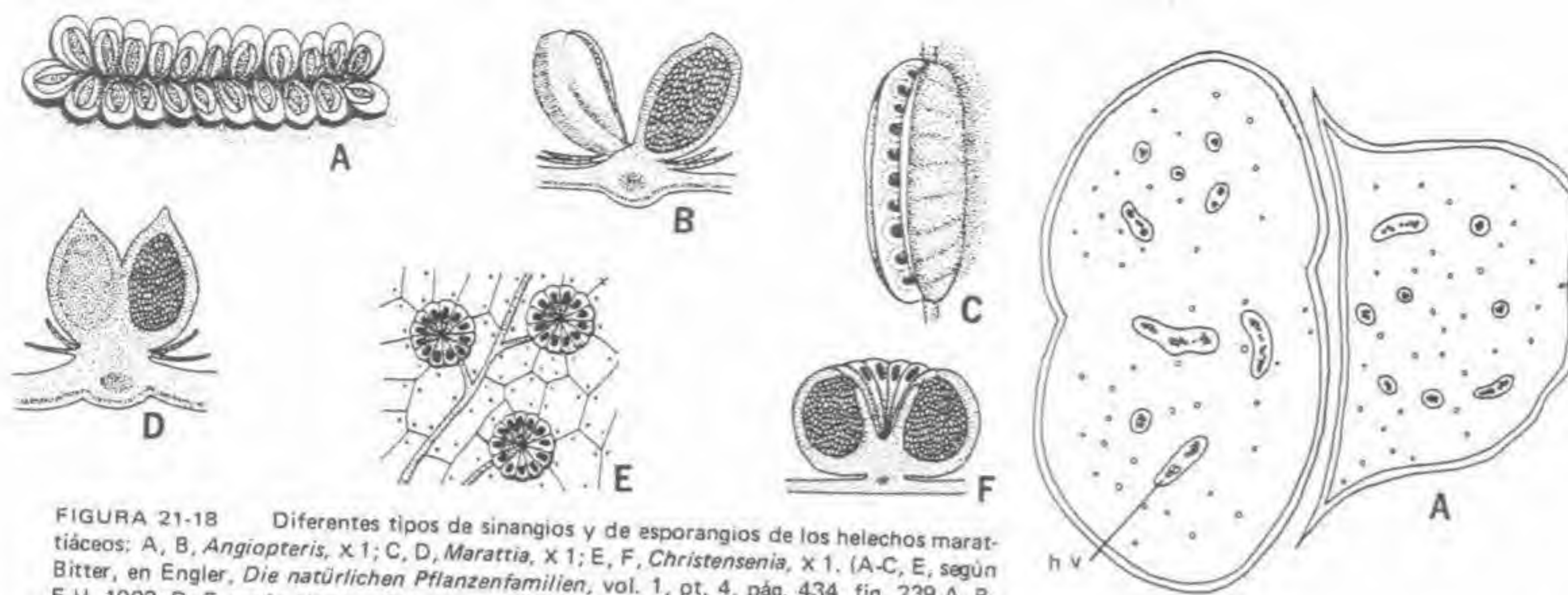


FIGURA 21-18 Diferentes tipos de sinangios y de esporangios de los helechos maratíaceos: A, B, *Angiopteris*, x 1; C, D, *Marattia*, x 1; E, F, *Christensenia*, x 1. (A-C, E, según Bitter, en Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 1, pt. 4, pág. 434, fig. 239 A, B, E-H, 1902; D, F, según Hooker-Baker.)

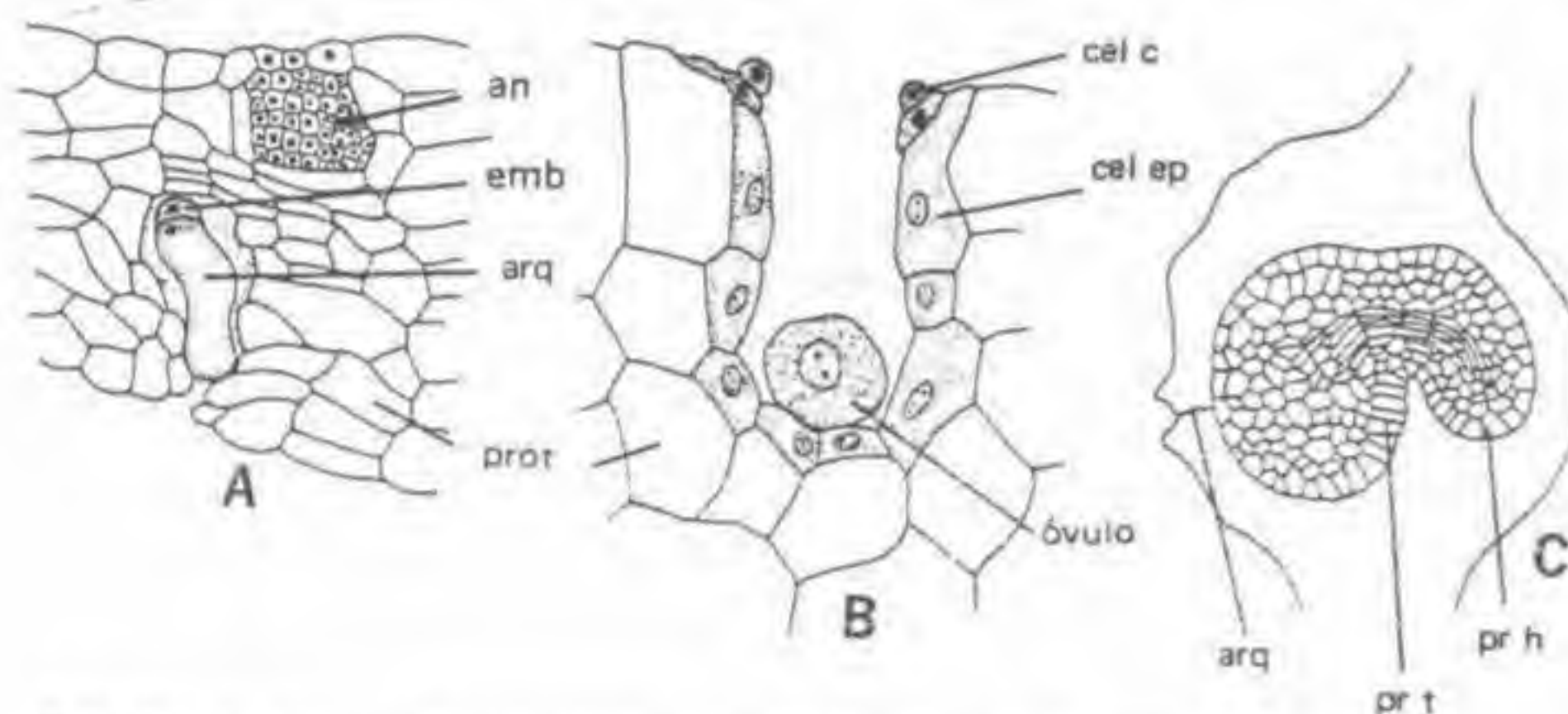


FIGURA 21-19 Organos sexuales de las Marattiales: A, corte vertical de un protalo (prot) mostrando el anteridio inmaduro (an) arriba, y un embrión bicelular (emb) con un arqueogonio (arq) abajo, x 250; B, corte vertical de un arqueogonio, mostrando las células del cuello (cel c), las células estériles de la pared (cel e p), y un gran óvulo, x 350; C, corte vertical de un embrión, donde puede verse el primordio de la hoja (pr h) y el primordio del tallo (pr t), x 400. (A, según Land, con permiso de *Botanical Gazette*; B, según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.; C, según Campbell, con permiso de la Carnegie Institution de Washington.)



FIGURA 21-21 *Psaronius*: Reconstrucción de una planta mostrando el tronco atenuado hacia arriba y el penacho de frondes en lo alto, x 0.02. (Según Morgan, con permiso de la University of Illinois Press.)

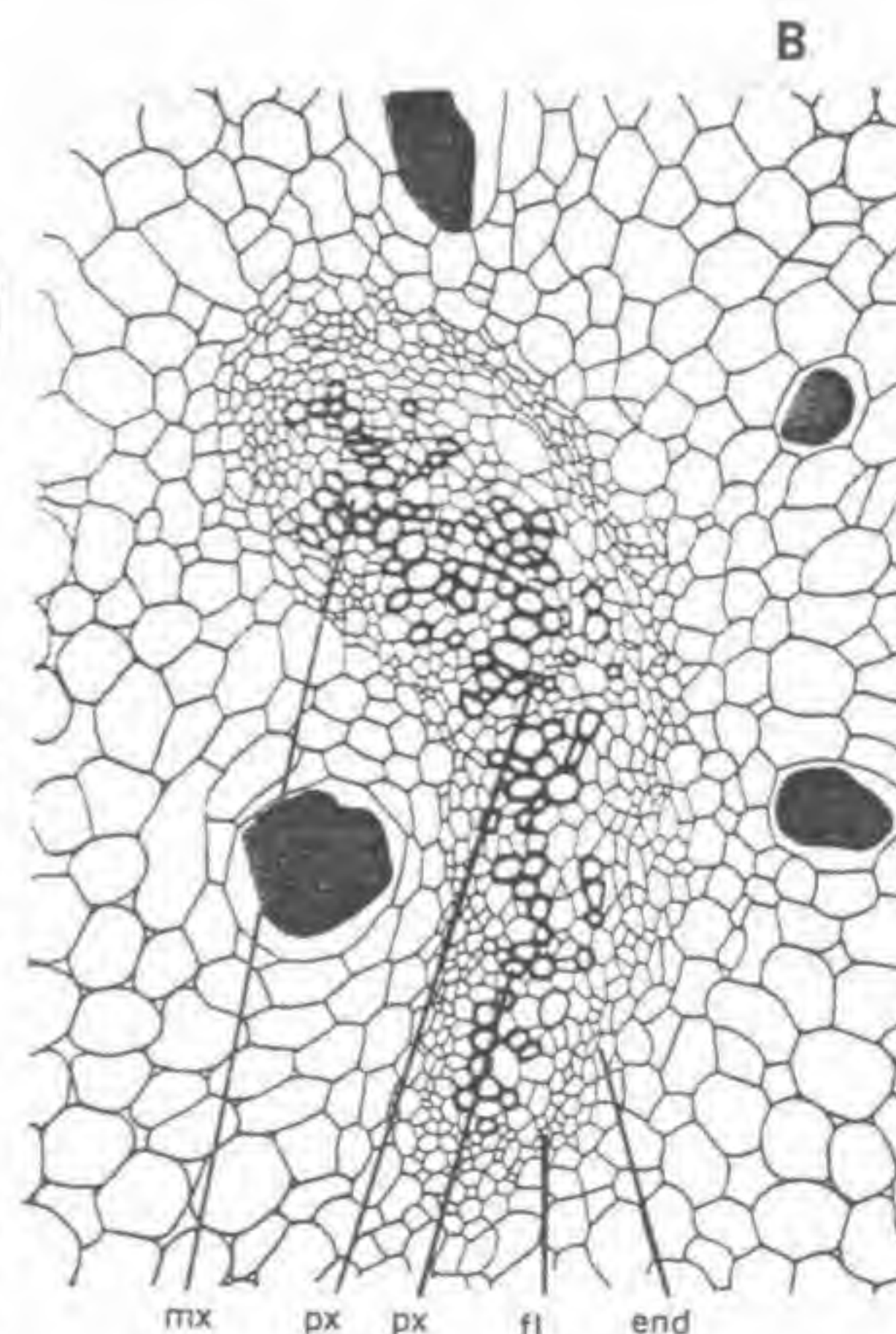


FIGURA 21-20 *Marattia*: A, sección transversal del tallo y de una fronde mostrando la disposición dictiostélica de los haces vasculares (hv), x 5; B, anatomía de un haz vascular del tallo que aparece en A, mostrando el protoxilema (px) con pequeñas traqueidas, el metaxilema (mx), el floema (fl) y la endodermis (end), x 40.

marattiáceos fueron elementos relativamente importantes de la flora del Carbonífero y estuvieron ampliamente distribuidos. Sin embargo, en tiempos geológicos más recientes el número de individuos ha descendido, y posiblemente también lo ha hecho el número de las especies. Esta hipótesis se apoya en la distribución geográfica y ecológica relativamente restringida de seis de los siete géneros existentes, y en el pequeño número de especies que presentan tres de estos géneros. Desafortunadamente, el registro fósil de las marattiales durante el Mesozoico y el Terciario es muy escaso y no se sabe cuando tuvo lugar esta supuesta decadencia, ni qué importancia puede haber tenido.

Los géneros actuales de las marattiales poseen características que han llevado a algunos investigadores a sugerir la existencia de una relación con las ofioglosales. Entre las características comunes cabe contar: desarrollo eusporangiado, presencia de estipulas, estomas sobre las paredes de los esporangios, anteridios y arquegonios parecidos, y embriogénesis.

El tejido vascular del tallo de *Psaronius* está constituido por círculos más o menos concéntricos de xilema anfifloico (fig. 21-22). En la base del tallo se forman sólo uno o dos círculos, pero aparecen más en los niveles más elevados, en donde el tallo es más ancho. De modo parecido hay solamente tres filas de rastros foliares en las regiones basales del tallo, pero hasta catorce en las regiones superiores (fig. 21-22 B).

Las frondes que se cree pertenecen a *Psaronius* son grandes y dos veces pinnadas. Normalmente las pinnulas están implantadas por toda la anchura de su base, tienen bordes paralelos y por

la parte apical están redondeadas. Algunas frondes de este tipo se han encontrado provistas de esporangios y de sinangios muy parecidos a los de los géneros actuales de marattiales.

Filogenia. Basándose en los parecidos de la morfología general, anatomía vascular y estructuras reproductoras, hay motivos para incluir estos géneros del Carbonífero y del Mesozoico en el orden de las marattiales. Parece ser que se han producido pocos cambios estructurales en este orden desde el Carbonífero. Aunque nada se sabe de los antecesores de las marattiales, los documentos fósiles parecen indicar que los helechos

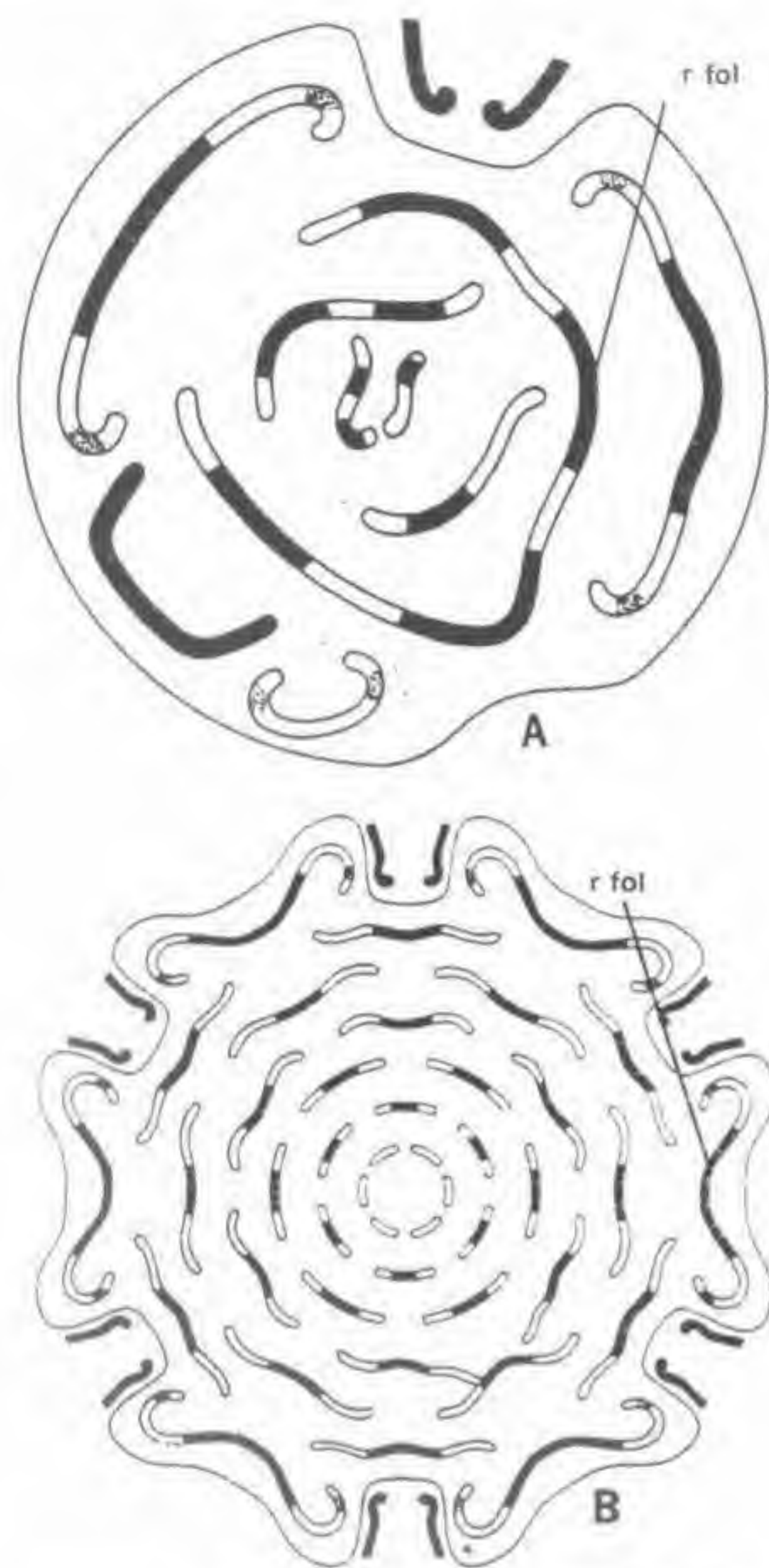


FIGURA 21-22 Secciones transversales del tallo de *Psaronius*, mostrando la disposición de los haces vasculares: A, corte de una parte joven del tallo, x 1; B, corte de una parte más vieja del tallo, x 0,5. En ambos casos, la parte negra de los haces vasculares representa el xilema que formará los rastros foliares (*r fol*). (Según Morgan, con permiso de la University of Illinois Press.)

FIGURA 21-23 Fotografías del aspecto general de las Ofioglosáceas: A, *Ophioglossum*, con una hoja y una espiga fértil, x 0,8; B, *Botrychium*, mostrando las pinnulas recortadas y una espiga de esporangios en el centro, x 0,3. (A, cortesía de J. A. Herrick; B, cortesía del Chicago Natural History Museum.)



A

Se establece a veces una serie evolutiva para las estructuras reproductoras de las marattiales. La opinión más generalmente aceptada considera que el tipo con esporangios libres es más primitivo que el que posee sinangios constituidos por esporangios soldados. Esta opinión se basa en el hecho de que los helechos primitivos y otras plantas vasculares primitivas tienen todos los esporangios libres, y los sinangios podrían haber derivado solamente por un proceso de fusión partiendo de antecesores con esporangios libres. Sin embargo, tanto los esporangios libres como los soldados se encuentran en los helechos marattiáceos del Carbonífero, y no se ha hallado rastro alguno de eslabones evolutivos que los relacione con los helechos más antiguos del Devónico.

ORDEN OFIOGLOSALES. Hasta la fecha, no se dispone de auténticos restos fósiles de este grupo, por lo cual el orden está representado exclusivamente por tres géneros actuales. Dos de ellos, *Botrychium* y *Ophioglossum*, tienen una amplia distribución en el mundo, y cada uno de ellos comprende unas 40 especies. El tercer género, *Helminthostachys*, tiene una sola especie y está limitado a ciertos puntos del África tropical y de Polinesia.

Si bien carecemos de la historia fósil primitiva de las ofioglosales, estas plantas se consideran normalmente como primitivas —basándose principalmente en una comparación de estructuras con las de otros grupos primitivos, como el de las cenopteridales, las marattiales y algunas familias de las filicales. Algunas de las pruebas a favor de ello se expondrán después del estudio de estos tres géneros.

Aspecto general y morfología. Los helechos de este orden son todas plantas herbáceas perennes, y en su mayoría —especialmente en los trópicos y subtrópicos— son perennifolios. Se conocen tanto especies terrestres como epifíticas. Las plantas tienen un tamaño entre pequeño y mediano —con algunas de ellas de menos de 8 cm de altura, y otras de hasta unos 2 m (fig. 21-23).

Estas plantas tienen rizomas cortos que son erectos o rastreros. Las frondes, fijas a ellos a intervalos, pueden estar constituidas por un limbo simple o pueden estar diversamente divididas. Los tres géneros se distinguen por la forma de la fronde: la de *Botrychium* está dividida en forma pinnada, la de *Helminthostachys* es ternada y la de *Ophioglossum* tiene el limbo simple. La nerviación es reticulada en *Ophioglossum*, pero es dicotómica y abierta en las hojas de los otros dos

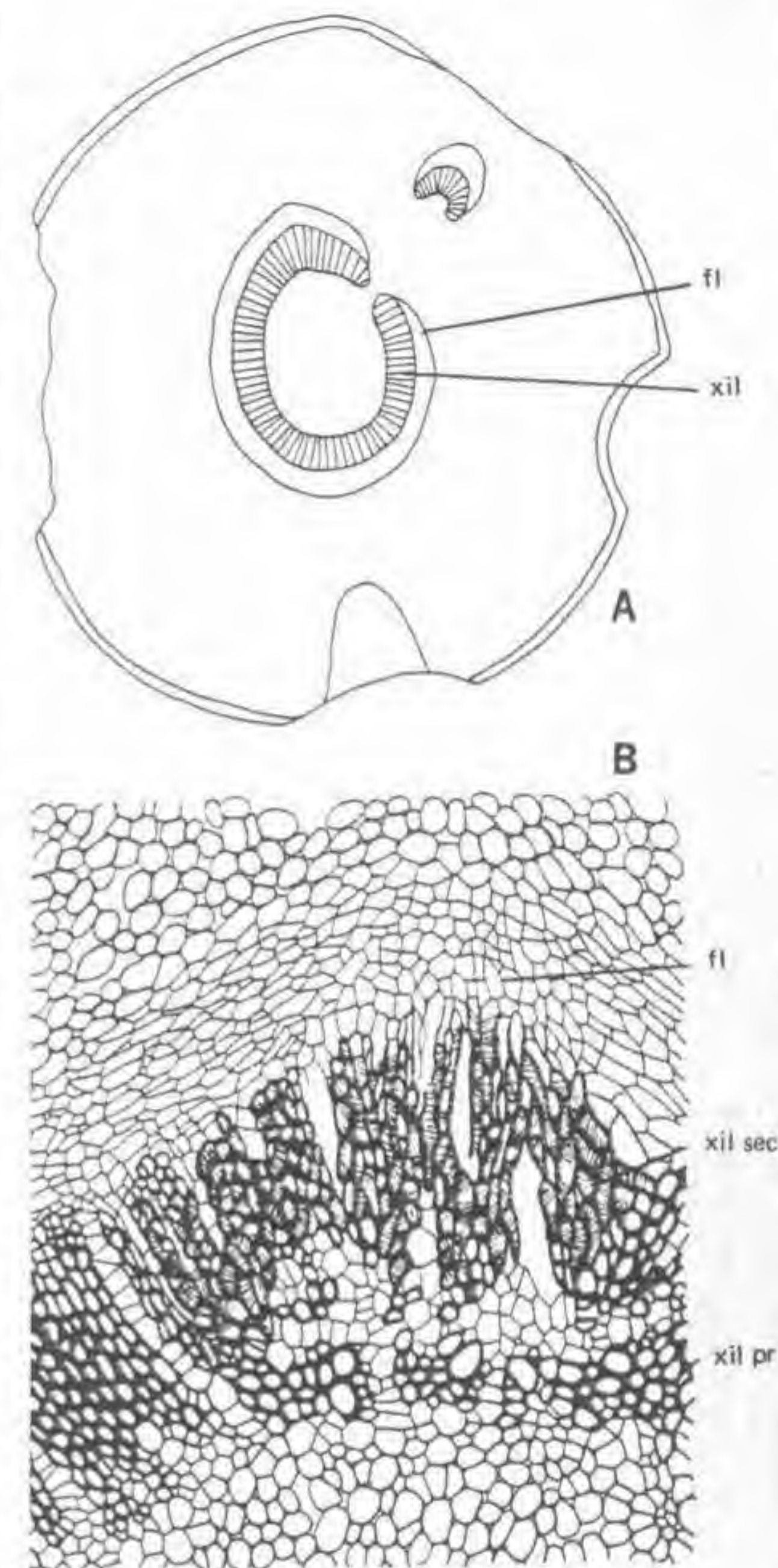


FIGURA 21-24 *Botrychium*: A, corte transversal del tallo mostrando el xilema (*xil*) rodeado por el floema (*fl*) en la estela, y un rastro foliar en la parte superior derecha, x 7; B, corte de una estela de *Botrychium*, mostrando el xilema primario (*xil pr*), el xilema secundario (*xil sec*) y el floema, x 60.

géneros. Todas las hojas tienen una vernación erecta, en lugar de ser circinada como en otros helechos.

El tejido vascular del tallo puede ser una sifonostela ectofloica, como en *Botrychium* y en

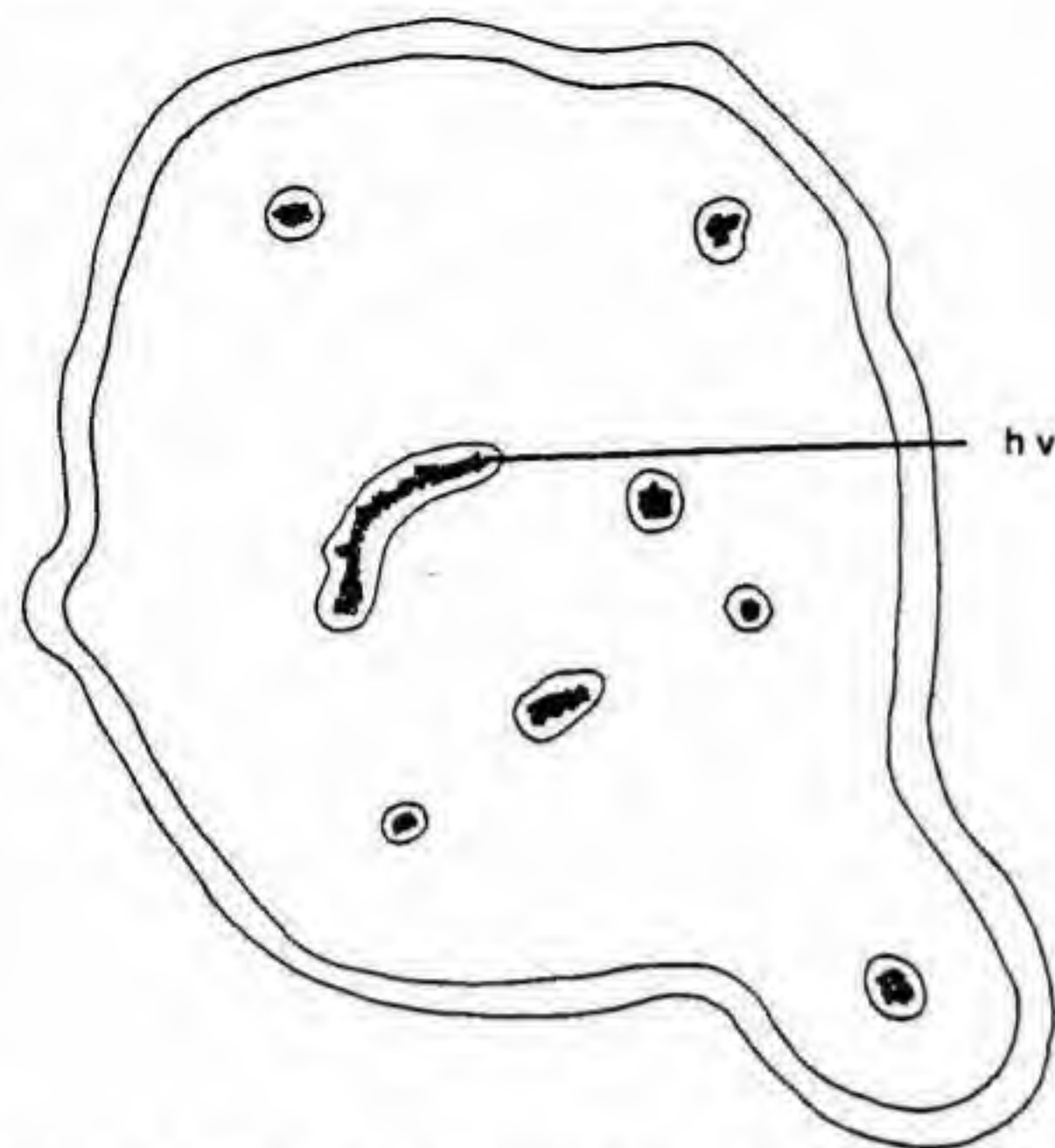


FIGURA 21-25 Corte transversal de un tallo de *Ophioglossum*, mostrando la disposición dictiostética de los haces vasculares (hv), x 100. (Obsérvese el haz que se encuentra en el lóbulo del ángulo inferior derecho, que acabará emergiendo en forma de rastro foliar, en dirección a una hoja o a una espiga esporangial.)

Helminthostachys o una dictiostela, como en *Ophioglossum* (fig. 21-24, 25). El xilema es mesarca en *Helminthostachys*, y endarca en los otros dos géneros. La disposición de las punteaduras de las traqueidas es reticulada en *Ophioglossum* en los otros dos géneros los poros son areolados —el tipo característico de las traqueidas de las gimnospermas— y no escalariformes como en los demás helechos. También tiene interés el desarrollo en *Botrychium* del xilema secundario en filas de traqueidas radiales que se encuentran entremezcladas con radios del grosor de una célula. El xilema primario se encuentra en pequeños grupos sobre el borde interno del xilema secundario cercano a la medula (fig. 21-24 B). Los rastros foliares forman grandes intersticios foliares en la estela. Normalmente cada pecíolo recibe un rastro, y algunas especies de *Ophioglossum* reciben dos. Los tallos contienen una endodermis situada en inmediato contacto con la parte externa del tejido vascular, y en algunas especies se encuentra también una segunda capa endodérmica sobre la parte interna. El córtex es un parénquima de membrana fina desprovisto de filamentos de esclerenquima y de todo otro tipo de tejido mecánico.

Reproducción. En los tres géneros los espo-

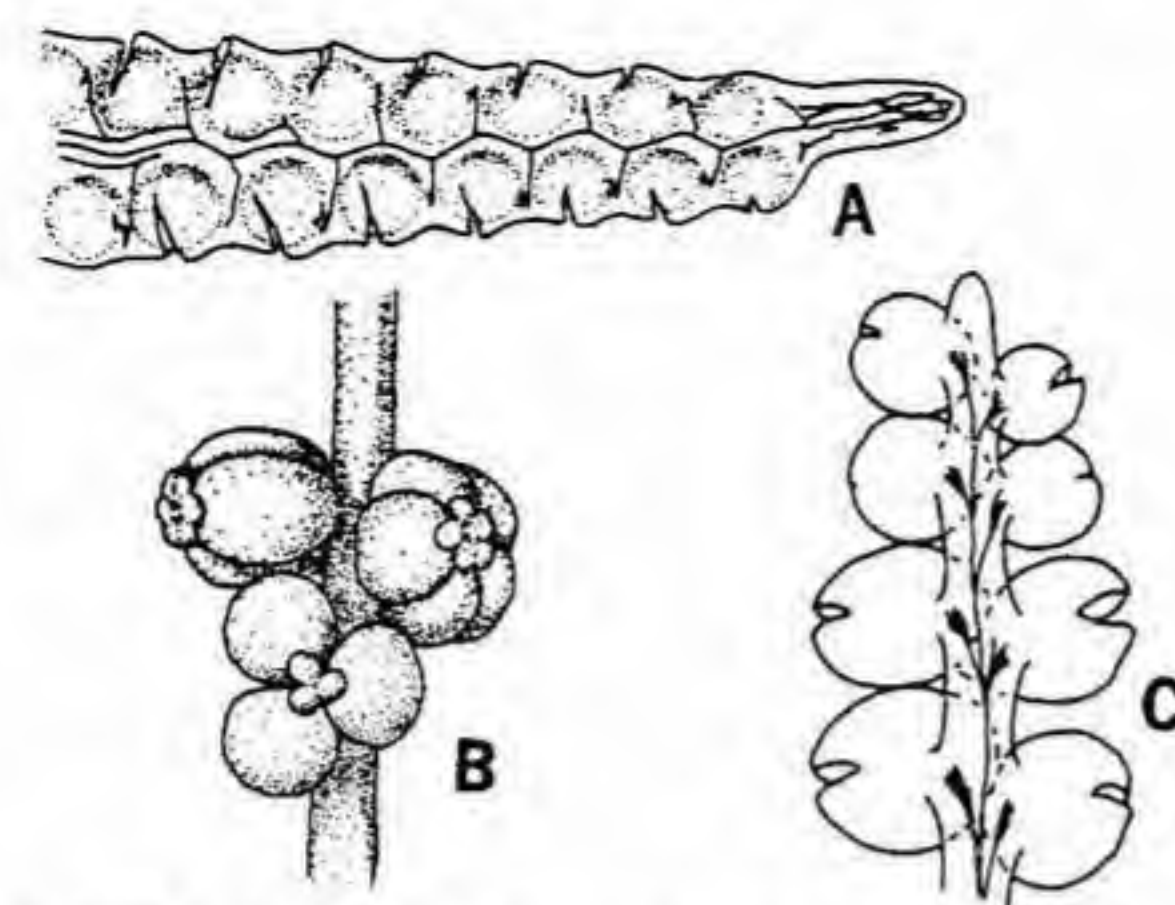


FIGURA 21-26 Esporangios de helechos ofioglosáceos: A, *Ophioglossum*, x 0,3; B, *Helminthostachys*, x 0,3; C, *Botrychium*, x 0,3. (A, según Goebel, con permiso de G. Fischer; C, según Eames, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

rangios se encuentran reunidos en espigas pedunculadas unidas al pecíolo cerca de la base del limbo. Las espigas de *Botrychium* y de *Helminthostachys* son ramificadas, las de *Ophioglossum* son sencillas. En las espigas ramificadas los esporangios son globulosos y dispuestos en dos filas sobre la parte externa del tejido estéril de la espiga (fig. 21-26 B, C). En *Ophioglossum*, los esporangios se encuentran dispuestos en dos filas laterales (fig. 21-26 A) y se abren mediante una fisura horizontal. Estos esporangios son de pared gruesa y de tipo eusporangiado, por lo cual se parecen a los de las marattiales, de las articuladas y de los licopodófitos.

Las esporas son trirringeadas, diversamente ornamentadas, y todas ellas del mismo tamaño. Se producen en grandes cantidades (de 1500 a 15 000). Si las condiciones que encuentran después de su dispersión son convenientes, germinan originando protalos. Estos protalos son pequeños, normalmente parecidos a un tubo cilíndrico, pero pueden ser aplanados o de forma irregular. Normalmente son de color amarillo pálido o pardo, y poseen un número variable de rizoides (fig. 21-27 A). Estos protalos son subterráneos o crecen protegidos por la base de hojas de otras plantas; algunos son ramificados, y en algunas especies el crecimiento y la ramificación se mantiene durante varios años. Todos los protalos están infectados por un hongo micorrízico que permite el aporte de las sustancias nutritivas necesarias procedentes del humus.

Los anteridios y los arquegonios son casi idénticos a los de las marattiales, de las articula-

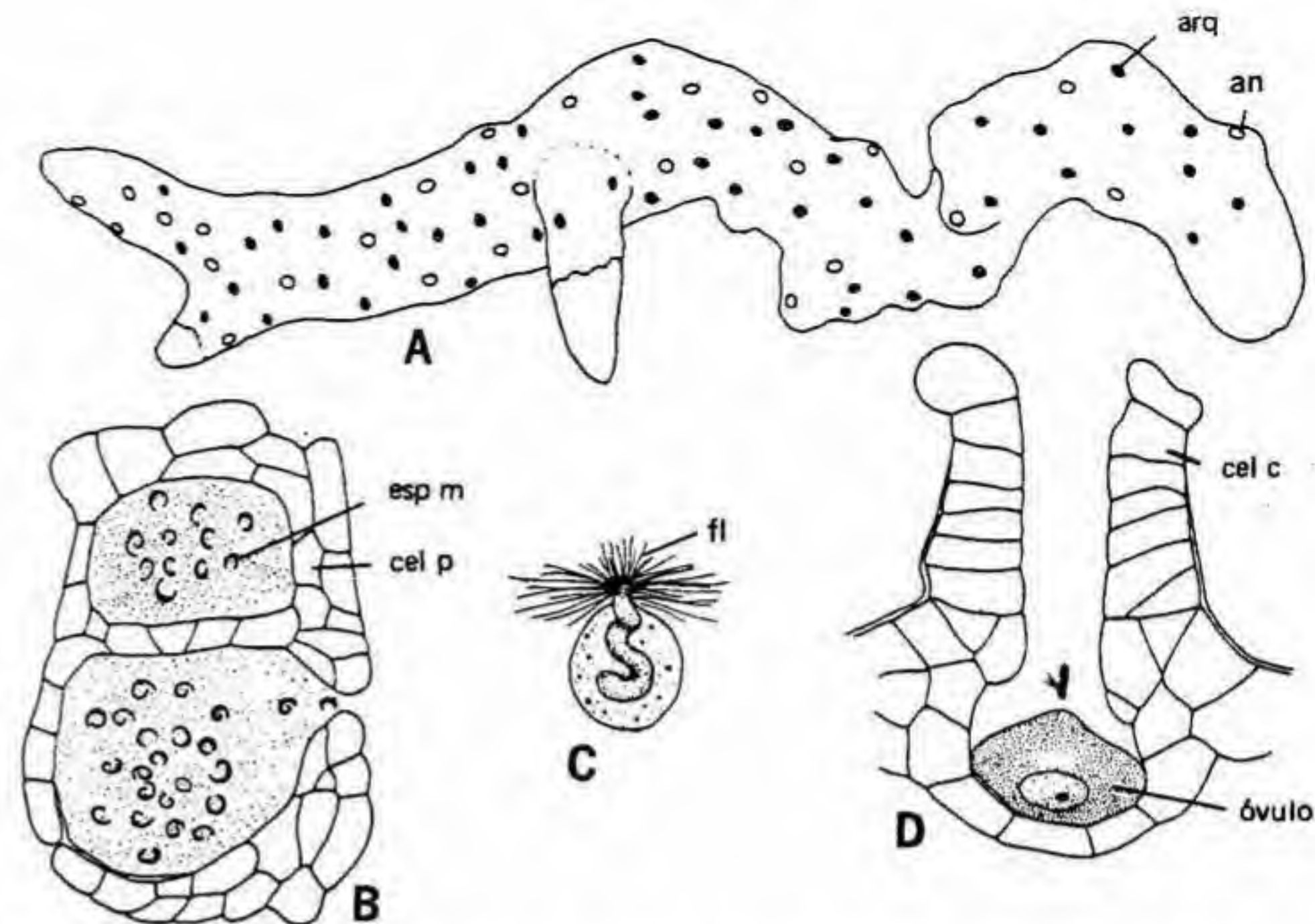


FIGURA 21-27 Organos sexuales de los helechos ofioglosáceos: A, protalo de *Ophioglossum*, mostrando la situación de arquegonios (arq) y de anteridios (an), x 30; B, anteridios maduros de *Botrychium*, en cuyo interior se encuentran espermatozoides móviles (esp m) rodeados por las células de la pared (cel p), x 140; C, espermatozoide aislado de *Ophioglossum* mostrando el penacho de flagelos (fl) en un extremo, x 1000; D, corte vertical de un arquegonio, mostrando las células del cuello (cel c) y un óvulo, x 300. (A, C, según Bruchmann; B, D, según Jeffrey.)

das y de los licopodófitos (fig. 21-27 B, D). El espermatozoide está arrollado en espiral y es multiflagelado como en estos otros grupos (fig. 21-27 C).

El desarrollo del embrión es parecido al de los helechos marattiáceos; algunas especies poseen un suspensor y otras carecen de él. El desarrollo del embrión y de los primordios de los principales órganos es lento, y con frecuencia dura un año o más. El eje longitudinal del embrión es paralelo al eje longitudinal del arquegonio, lo cual es comparable a lo que ocurre a las marattiales pero distinto de los demás órdenes de helechos.

Filogenia y serie estructural. La completa ausencia de representantes fósiles impide sacar cualquier conclusión acerca del origen de las ofioglosales o de las relaciones filogenéticas entre ellas. Principalmente por estar los esporangios dispuestos lateralmente sobre una espiga fértil se ha avanzado la idea de que las ofioglosales pueden haber derivado de un grupo ancestral de helechos como el de las cenopteridales. Aunque es muy posible que sea cierta, la idea de esta relación filogenética tiene poca fuerza si no se dispone de pruebas fósiles.

En comparación con otros grupos de plantas vasculares, es evidente que muchas de las características estructurales de las ofioglosales son relativamente primitivas. Entre las más significativas se encuentran las siguientes: desarrollo eusporangiado de los esporangios (además de su gran tamaño), paredes gruesas, gran número de esporas, y ausencia de cualquier estructura especializada para la dehiscencia; el tipo de esporangios pedunculados que se encuentran en *Botrychium* y *Helminthostachys*, que indica una posición terminal; y los rastros vasculares que conducen a los esporangios, una característica compartida solo con las psilotales y los antófitos.

Hay dos explicaciones principales del tipo generalmente primitivo propio de las ofioglosales. O bien son verdaderamente primitivas en el sentido de que han evolucionado muy poco desde un tipo ancestral primitivo, o han experimentado una reducción a partir de antecesores más complejos. Es también posible que algunas características estructurales sean primitivas mientras que otras sean secundarias. Así, los esporangios grandes, de pared delgada y desprovistos de anillos, son probablemente primitivos. Sin embargo, hay

pruebas de que la espiga fértil de *Botrychium* es el resultado de la fusión de dos apéndices frondiformes adyacentes, que probablemente han perdido su lámina foliar por reducción. Si esto es así, la espiga fértil de *Ophioglossum* representa también probablemente una reducción más drástica de frondes fértiles con el resultado de las dos filas laterales de esporangios hundidos en tejido estéril.

ORDEN FILICALES. Los helechos de este orden se clasifican en general en unas 14 familias o más, con unos 200 géneros y aproximadamente 8000 especies. Constituyen la mayor parte del conjunto de la flora de helechos del mundo, con un desarrollo máximo en la región intertropical.

Los restos más antiguos de este orden pertenecen al Carbonífero, en donde se han descubierto plantas pertenecientes a dos o tres familias. Al parecer todas las demás familias aparecieron durante el Mesozoico. Durante los tiempos del Mesozoico medio, las filicales constituían uno de los componentes más importantes de la flora del mundo. Aunque probablemente algunas familias están en vías de extinción, la evolución de otras está todavía progresando. Y parece probable que este orden continúe manteniendo una situación significativa entre las plantas vasculares durante un tiempo considerable.

Los helechos del orden de las filicales se diferencian de los demás órdenes principalmente por la estructura y el desarrollo de los esporangios. Mientras que las marattiales y las ofioglósales tienen esporangios grandes y de pared gruesa que se desarrollan en forma eusporangiada, los esporangios de las filicales y de las marsileales y salviniales son pequeños, de pared delgada y tienen un desarrollo leptosporangiado. Algunos investigadores consideran que esta distinción autoriza a dividir los Pteridófitos en dos clases: las eusporangiopsidas y las leptosporangiopsidas. Sin embargo, una distinción taxonómica basada exclusivamente sobre esta característica tiende a dejar en la sombra las demás características que distinguen los varios órdenes tanto de los helechos eusporangiados como de los leptosporangiados entre sí. Es más, el desarrollo esporangial de las osmundáceas presenta características de ambos tipos, por lo cual esta familia no puede ser situada de forma conveniente en ninguna de estas dos clases basadas en los esporangios.

Aspecto general. El aspecto general de los helechos de este orden es ampliamente variado. Algunos son muy pequeños, con frondes musci-

formes; otros tienen un tamaño intermedio y son herbáceos; otros en cambio llegan a alcanzar un porte arbustivo y arborescente. Son frecuentes tanto los de vida terrestre como los epifíticos. Algunos son trepadores, otros rastreros y muchos forman malezas o alfombras sobre el suelo de los bosques o sobre los campos.

La mayoría de los helechos viven en regiones húmedas, pero algunos son mesofíticos, y unos pocos viven en lugares extremadamente secos. En latitudes más cálidas la mayoría de los helechos son perennes, mientras que en regiones más frías las frondes mueren al llegar los meses de invierno. Sin embargo, en su mayoría son vivaces y el rizoma se mantiene vivo incluso cuando las condiciones climáticas son desfavorables.

Tallos. Los tallos de los helechos de este grupo son variables, pero se encuentran tres tipos principalmente de ellos. Algunos tallos son muy cortos y erectos u horizontales; se denominan normalmente rizomas. Los helechos más comunes tienen rizomas largos y delgados, normalmente rastreros, y ramificados o no. El tercer tipo de tallo, el de los helechos arborescentes, puede ser corto y rechoncho hasta alto y columniforme. La ramificación está poco desarrollada, pero normalmente es dicotómica. La mayoría de los rizomas están cubiertos por una gruesa capa de pelos o escamas que cubren los puntos de crecimiento pero con frecuencia se desprenden de las demás regiones. Las escamas son normalmente aplanadas y alargadas y en muchos casos tienen un valor diagnóstico para las especies. Los tallos de las filicales poseen una epidermis, un córtex y una estela bien diferenciados. El córtex contiene casi siempre una o más filas de esclerénquima entremezcladas con el parénquima cortical. Normalmente se encuentra una endodermis sobre la superficie interior del córtex, y también se encuentra sobre la parte interna del tejido vascular en todas las especies provistas de sifonostela anfifloica. Entre la endodermis y el tejido vascular se encuentra un periciclo de una o varias capas de parénquima. En las filicales se distinguen cuatro tipos principales de estela: **protostela**; **sifonostela ectofloica**; **sifonostela anfifloica (solenostela)**, y **dictiostela**. Los últimos dos tipos son los que se encuentran con la mayor frecuencia, con una predominancia de la dictiostela. En las descripciones de las familias se encontrarán ejemplos de cada uno de estos tipos de estela.

El protoxilema, casi siempre mesarca, posee traqueidas espiraladas. El metaxilema está principalmente compuesto por traqueidas escalariformes.

No se ha encontrado xilema secundario en ninguna de las filicales. En varios géneros se ha descrito la presencia de tráqueas.

El floema comprende células cribosas y parénquima. Forma una capa continua que reviste el xilema en la sifonostela ectofloica, una capa que tapiza el xilema por el interior en la sifonostela anfifloica (solenostela), y normalmente rodea completamente el xilema (anficribal) en los haces vasculares de la dictiostela.

Hojas. Las hojas de las filicales tienen una longitud que varía desde unos pocos milímetros hasta unos cuantos metros. Las frondes están normalmente divididas en forma pinnada, una, dos o tres veces, pero algunas son palmeadas.

La forma y el tipo de recortado del limbo de la fronde varían ampliamente. De modo parecido, existe una amplia variación en la forma de las últimas divisiones o pinnulas. En la mayoría de los géneros y especies la nerviación es abierta, con ramificaciones dicotómicas en los nervios terminales. Sin embargo, no es rara la nerviación reticulada. Las frondes de todas las especies presentan vernación circinada, y se desarrollan desde la base de la fronde en dirección al ápice y desde el raquis en dirección al margen. Estas puntas enrolladas, denominados en algunos lugares "mástiles de violín", se consideran como un refinamiento gastronómico.

Soros y esporangios. Los esporangios de las filicales están agrupados en soros en todas las familias con la excepción de una, la de las esquisáceas. El tamaño, forma y posición de los soros varía. En la mayoría de los géneros los soros son circulares, lineares o reniformes; en unos pocos los esporangios están distribuidos en filas longitudinales, formando así un soro extendido. En la mayoría de las familias los soros están recubiertos por indusios membranosos, aunque algunas familias tienen los soros desnudos (**exindusiadas**). El indusio puede estar implantado de muchas maneras, y en general su forma es parecida a la silueta del soro.

Los soros pueden aparecer en posición marginal o abaxial sobre las frondes. Existen buenas pruebas de que durante la evolución, que partió de prehelechos con esporangios terminales (por ejemplo, de las protopteridiales), los esporangios se formaron más tarde a lo largo de los márgenes (por ejemplo, en varios helechos del Carbonífero de relaciones filogenéticas inciertas), y que en descendientes aún más tardíos los esporangios emigraron hacia el centro hasta ocupar una posición abaxial (por ejemplo, en las filicales). Esta

tendencia evolutiva se denomina **deslizamiento filético** (fig. 21-28) y ha conducido a la aceptación general de la hipótesis de que los géneros de filicales provistos de esporangios marginales son primitivos, mientras que los que poseen esporangios abaxiales son derivados.

En la mayoría de las familias los soros se encuentran en la terminación de los nervios o inmediatamente debajo de ellos. En algunas familias están dispuestos en dos filas, una a cada lado del nervio medio. En otras, el margen de la lámina se incurva por encima del soro, protegiéndolo.

En las filicales se han distinguido tres tipos principales de desarrollo en los soros (fig. 21-29). En el primero de ellos denominado **simple**, todos los esporangios de un soro maduran al mismo tiempo. El segundo es el tipo **gradual**, en el cual los esporangios de la región central del soro maduran antes que los de la región periférica. En el tercer tipo, el **mezclado**, los esporangios no parecen madurar siguiendo ningún tipo de sucesión especial. Se acepta de forma general como una serie evolutiva la que empieza por el tipo simple, considerado primitivo, siguiendo por el tipo gradual, intermedio, y con el tipo mezclado, como el más evolucionado.

La pared de los esporangios es uniestratificada y posee un anillo que interviene en la dehiscencia. La forma de este anillo es muy variable y está constituido por células especializadas que tienen todas las paredes, excepto la externa, reforzadas (fig. 21-30). En varias familias el anillo está constituido por un grupo de células situado en el ápice del esporangio. En otras familias forma como una fila de células situada oblicuamente en la pared, y en otras adopta la forma de una fila vertical. Esta serie se ha considerado también como una serie evolutiva, con el desarrollo apical como primitivo, el vertical como más evolucionado y el oblicuo como intermedio.

En las filicales se producen tanto esporas monorrasgadas como trirrasgadas, aunque estas últimas predominan en las familias geológicamente más antiguas (fig. 21-31). En algunos géneros se encuentran perisporas, particularmente en las esporas monorrasgadas de las Dennstaedtiáceas. La ornamentación de la pared esporal es muy variable, y puede ser desde granular a espinulosa, y desde reticular a groseramente estriada. El número de esporas producidas en un esporangio varía desde un mínimo de 16 hasta 512, siendo las familias más primitivas las que producen mayor cantidad.

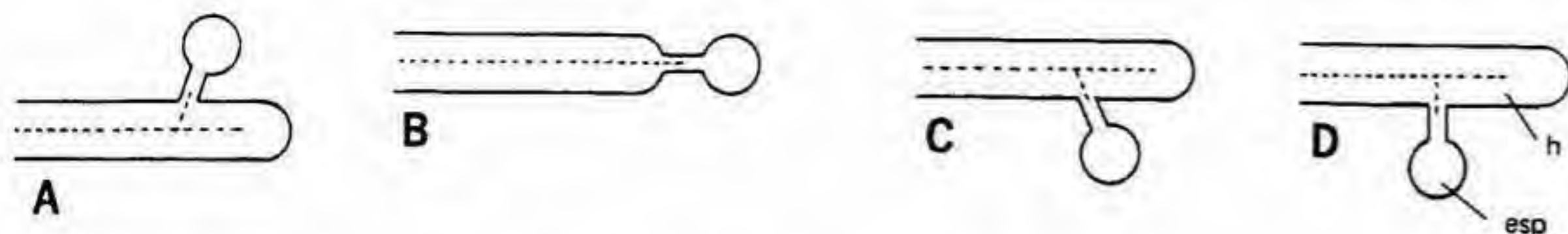


FIGURA 21-28 Esquemas del "deslizamiento genético", mostrando el cambio en la posición de los esporangios (*esp*) sobre la hoja (*h*) que parece haber tenido lugar en el transcurso de la evolución de los helechos.

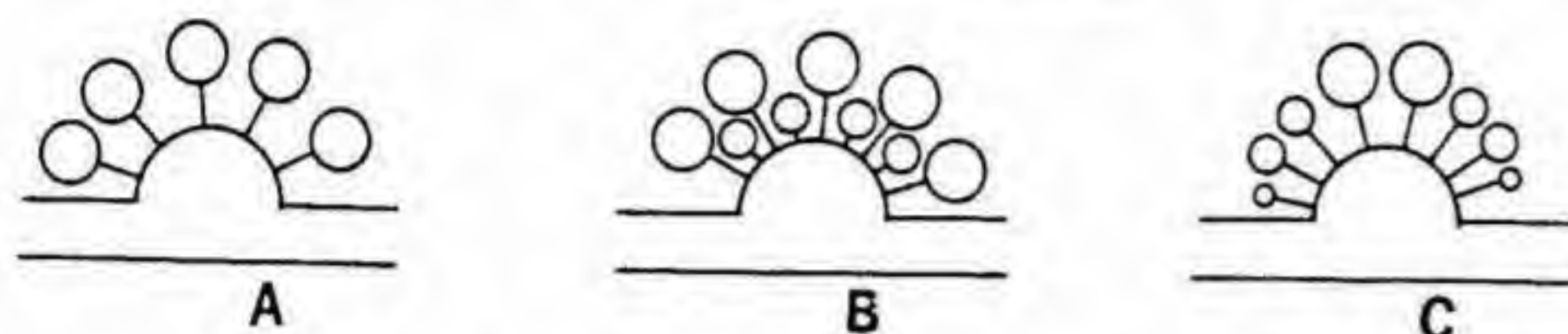


FIGURA 21-29 Tres tipos de maduración de los esporangios en los soros de los helechos: A, simple; B, mezclado; C, gradual.

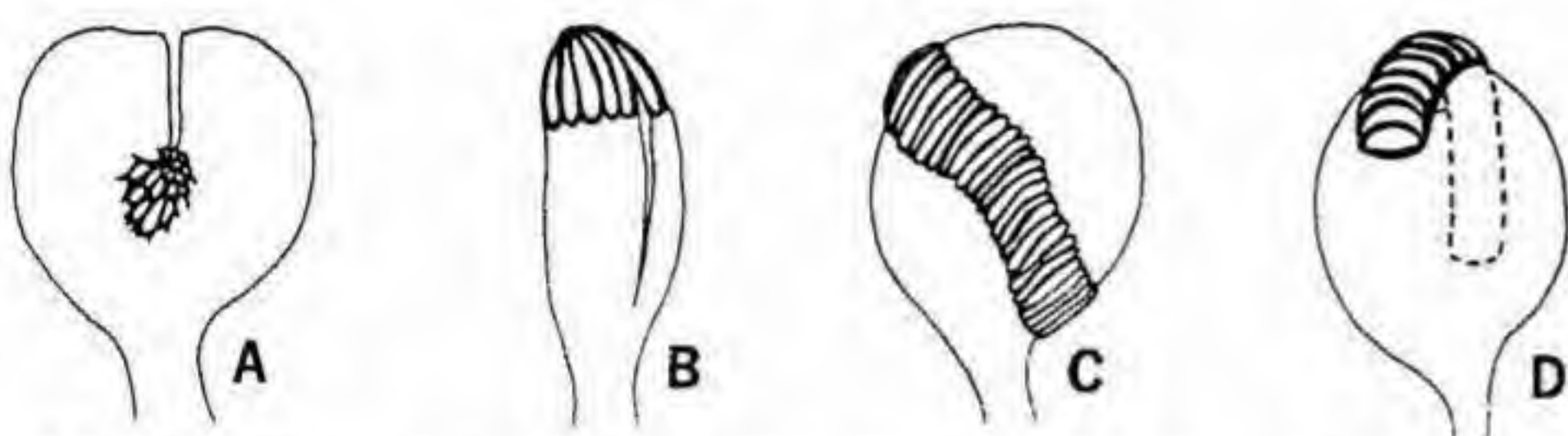


FIGURA 21-30 Cuatro tipos de anillo en los helechos de las Filicales: A, *Osmunda*, con un pequeño grupo de células anulares, x 230; B, *Anemia*, mostrando el casquete anular característico de las Esquiceáceas, x 230; C, anillo oblicuo como el que se encuentra en las Clateáceas, Dicksoniáceas e Himenofiláceas, x 230; D, anillo vertical característico de las Polipodiáceas y de las Dennstaedtiáceas, x 230. (Según Bower, con permiso de Hafner Publishing Co., Inc.)

Gametófitos. En la mayoría de las filicales, las esporas originan protalos aplanados y cordiformes que contienen clorofila y crecen sobre la superficie del suelo, sobre trozos húmedos de vegetales o sobre humus. Los protalos tienen una longitud de 2 a 12 mm. Al principio el crecimiento se centra en la escotadura, a partir de una célula apical, y más tarde a partir de un grupo de células meristemáticas. En varios géneros el protalo es filamentososo y recuerda un filamento de un alga o un protonema de un musgo. La superficie interior presenta rizoides, que ayudan a fijar el protalo sobre el sustrato.

Normalmente los anteridios y los arquegonios se desarrollan sobre la superficie inferior, o ventral, del mismo protalo. Los anteridios suelen ser los primeros en formarse, con frecuencia sobre la región central y entre los rizoides. Los arquegonios se desarrollan más tarde, y normalmente aparecen en la región más gruesa del pro-

talo, cerca de las células meristemáticas de la escotadura. El desarrollo de los anteridios, de los arquegonios y del embrión es esencialmente el mismo que se ha descrito para los demás helechos, en la página 414.

BREVE ESBOZO DE LAS FAMILIAS DE LAS FILICALES. En la clasificación de las filicales se está realizando todavía un importante trabajo de revisión, hasta el punto que según los especialistas llegan a distinguirse desde 14 hasta 44 familias. Adoptaremos el sistema esbozado por Holttum, limitando nuestro estudio a nueve familias principales. Las cinco familias restantes son pequeñas, con interrelaciones bastante problemáticas y con pocos o ningún representante fósil. A las nueve familias que describiremos corresponden documentos fósiles que se remontan a diversos tiempos geológicos. La familia más antigua en el registro fósil es la de las Esquiceáceas del Carbonífero.

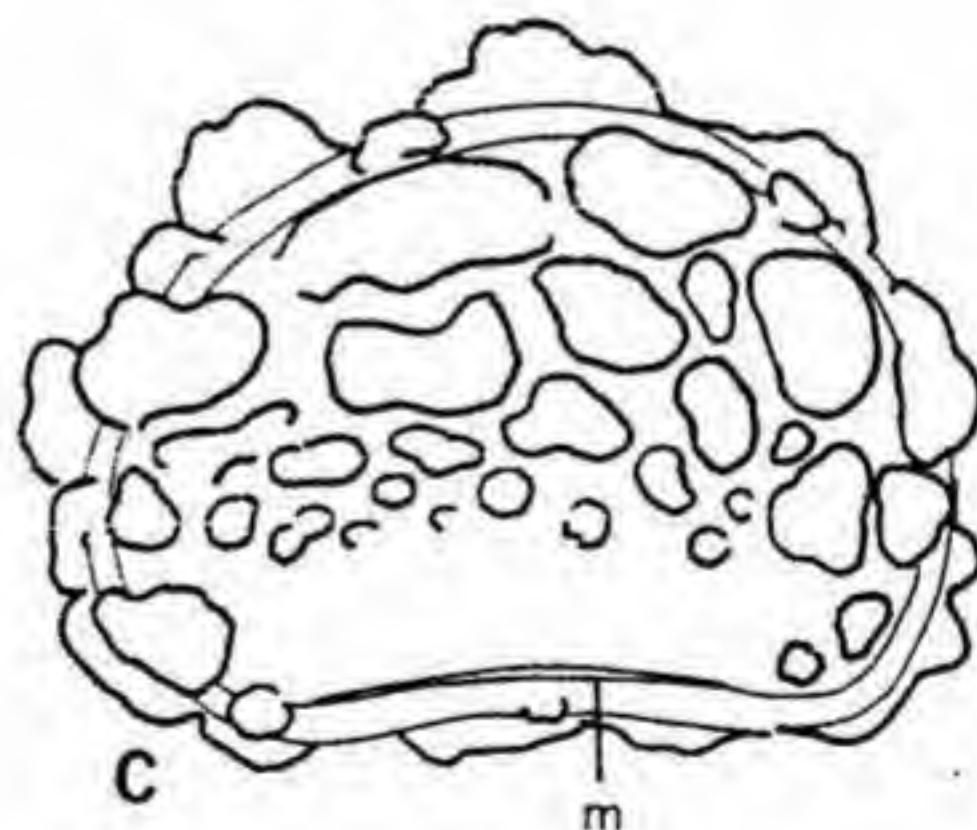
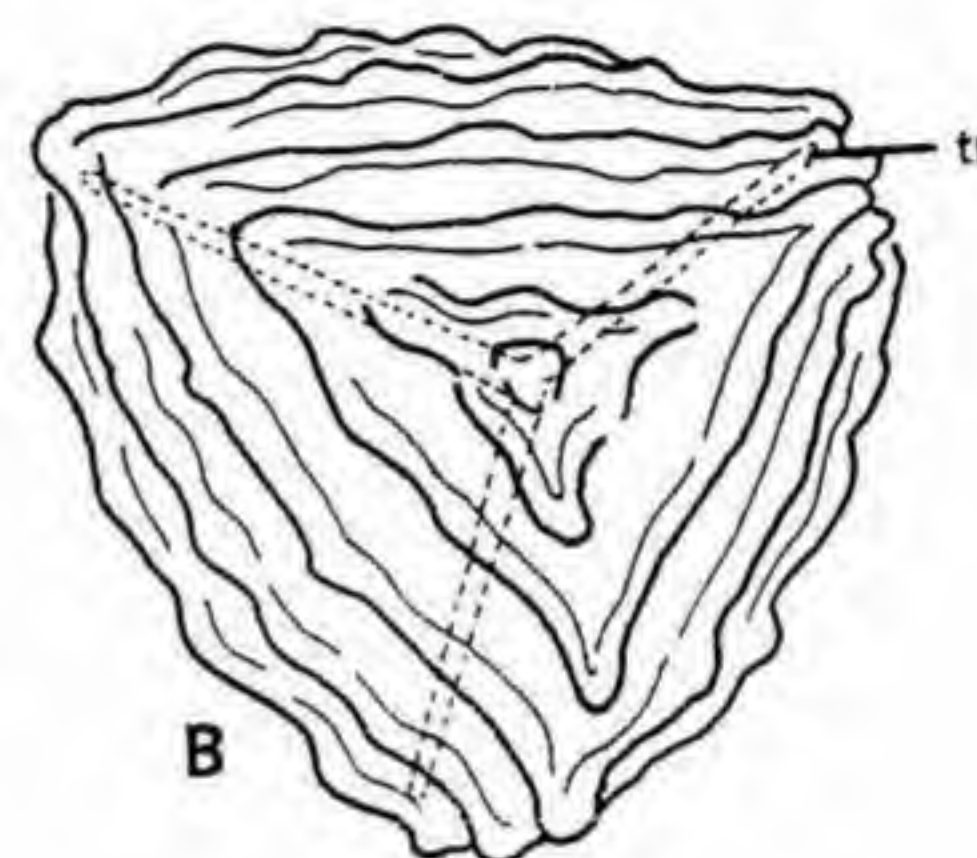
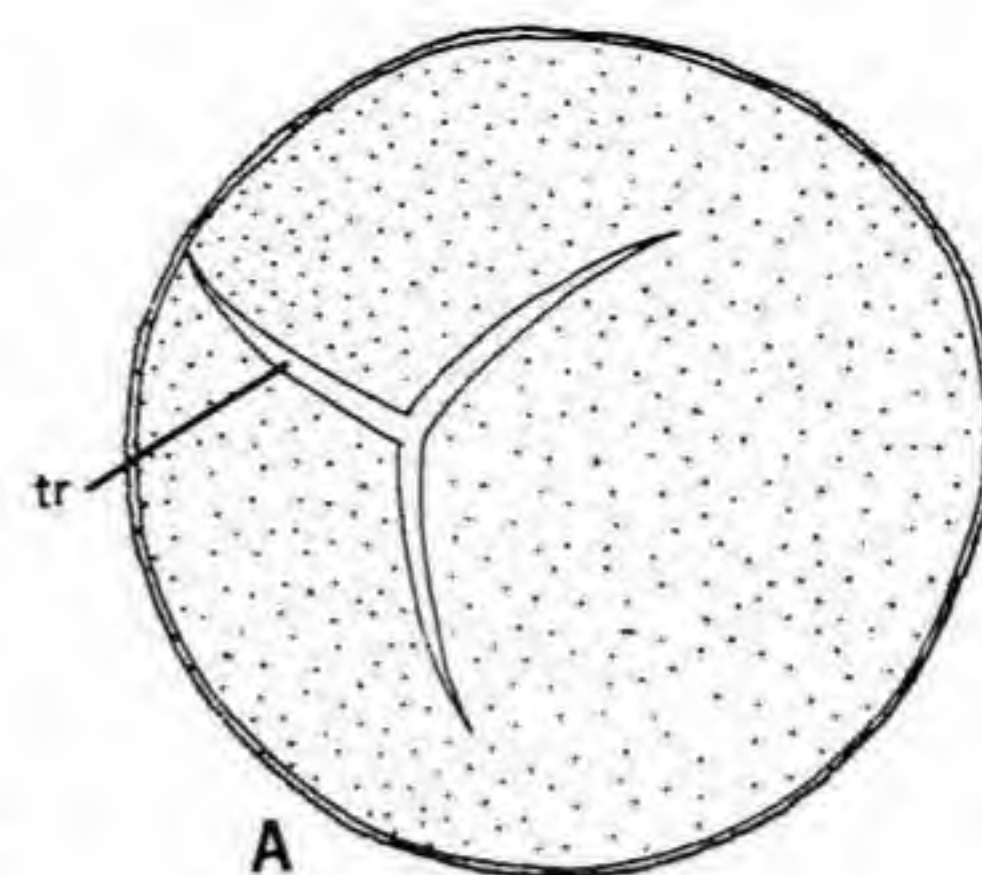


FIGURA 21-31 Esporas de Filicales, X 1000: A, *Osmunda*, mostrando la marca trirrasgada (*tr*), la pared delgada y la ornamentación granulosa; B, *Anemia*, con costillas sinuadas sobre la superficie distal, y la marca trirrasgada (*tr*) de la superficie proximal señalada en punteado; C, *Polypodium*, mostrando la típica forma arriñonada, la marca monorrasgada (*m*), y gruesos engrosamientos laminares sobre la pared.

Las demás familias tienen sus inicios en otras épocas geológicas, desde finales del Paleozoico hasta el Mesozoico. Muchas de las familias que

evolucionaron antes parecen haber llegado a su zenit evolutivo y estar dirigidas actualmente hacia la extinción. Otras parecen estar en evolución activa y progresiva. Las dificultades taxonómicas que se encuentran, como en el caso de las dennstaedtiáceas, son probablemente un resultado de esta evolución reciente; las variaciones en la estructura y en la citología no han llegado a un punto suficiente de diferenciación para permitir una clasificación bien delimitada.

Familia osmundáceas. Los primeros documentos fósiles de esta familia se encuentran en el Pérmico, con cuatro géneros de fósiles que presentan detalles estructurales que los relacionan con géneros actuales. Durante el Mesozoico, algunas improntas foliares (algunas de ellas con esporangios) y algún que otro tallo petrificado, indican que las osmundáceas estaban por lo menos ampliamente distribuidas, si es que no eran abundantes, en aquella época. Durante el Terciario, la importancia de esta familia parece haber disminuido, por lo menos en lo que se refiere al hemisferio norte. Probablemente esto fue debido al clima progresivamente más frío, seguramente combinado con la senescencia evolutiva en que fue entrando esta familia.

Las osmundáceas comprenden tres géneros actuales. *Osmunda*, con unas 12 especies, tiene una distribución cosmopolita. *Todea* y *Leptopteris*, restringidos a regiones del hemisferio sur, son pequeños helechos arborescentes.

Osmunda tiene un rizoma erecto y ramificado del cual parte una apretada roseta de frondes situada en el ápice de cada una de las ramas. Las frondes son grandes, una o dos veces pinnadas (fig. 21-32 A). La nerviación es abierta y pinnada con terminaciones de los nervios ramificadas dicotómicamente (fig. 21-32 B). El tejido vascular del peciolo tiene forma de C en sección transversal. A diferencia de la mayoría de las filicales, la base del peciolo tiene apéndices en forma de estípula, que recuerdan los de las marattiales y de las ofioglosales.

El tejido vascular del tallo es dictiostélico, con intersticios foliares largos y estrechos (fig. 21-32 D). La endodermis no está interrumpida a nivel de dichos intersticios, sino que forma un cilindro continuo que rodea cada rastro foliar a medida que se separa oblicuamente hacia el exterior atravesando el córtex.

Los esporangios están dispersos, o laxamente agrupados en soros, sobre pínulas reducidas (fig. 21-32 B, C). Cada uno de los esporangios es pedunculado, con un grupo de células engrosadas

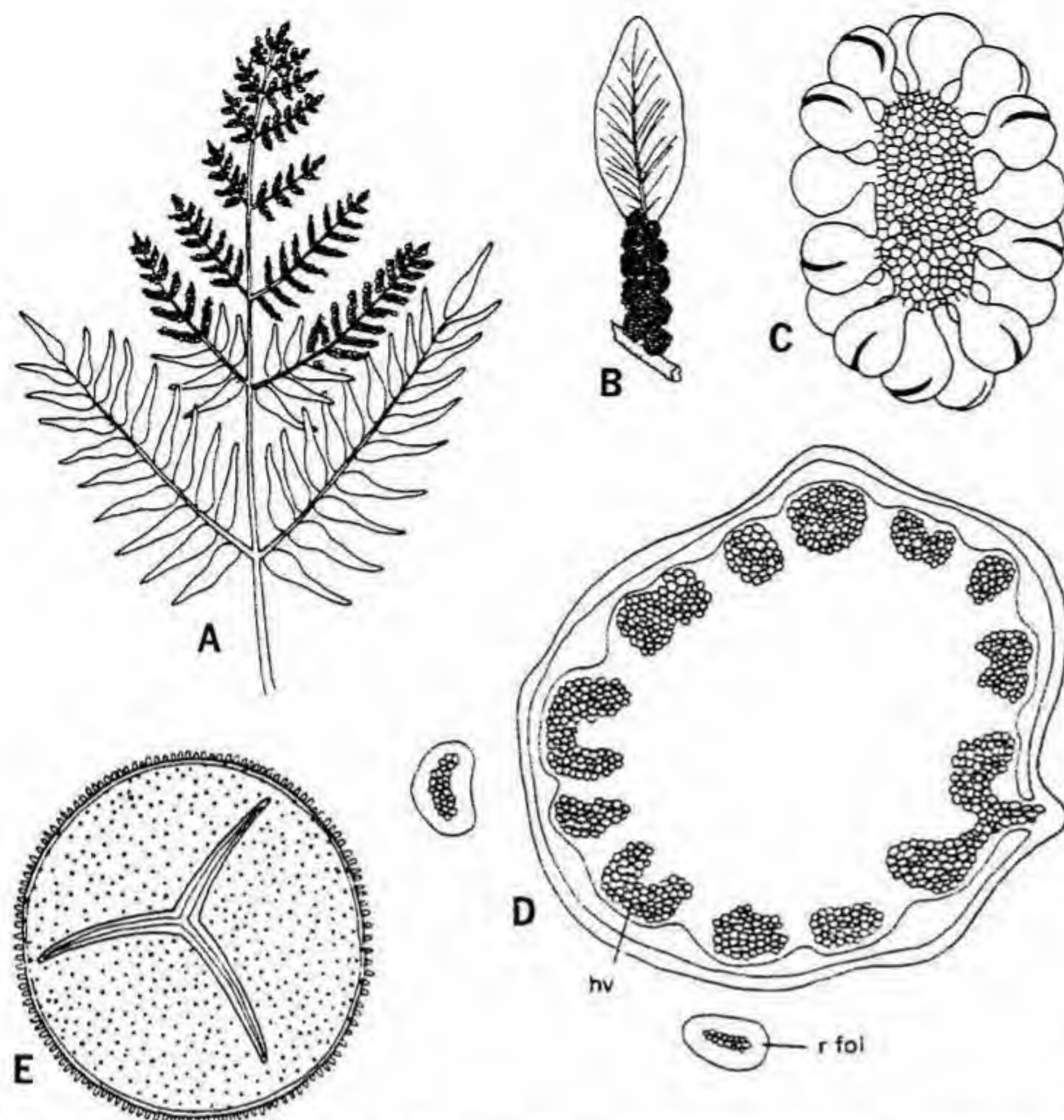


FIGURA 21-32 *Osmunda*: A, aspecto general de las pinnas, mostrando la forma de las pínulas y los esporangios agrupados sobre algunas pinnas terminales, x 0,25; B, una de las pínulas mostrando esporangios situados sobre la parte basal del raquis y el limbo foliar sobre la parte superior, x 0,5; C, corte transversal de un grupo de esporangios, x 4; D, corte transversal del tallo, con los haces vasculares (hv) de la dictiostela y dos rastros foliares (r fol), x 6; E, una espóra, mostrando la marca trirradiada y la pared regularmente baculada, x 1000. (B, C, según Bauer.)

en uno de los lados formando un anillo rudimentario. La dehiscencia se realiza a lo largo de una línea de células de pared delgada que va desde el grupo de células anular hasta el ápice del esporangio. Las esporas son subtriangulares y trirradiadas; la ornamentación puede ser desde groseramente anular hasta baculada (fig. 21-32 E). En cuanto a su tamaño, las esporas pueden tener de 40 a 70 micras. El número de los cromosomas de seis especies de *Osmunda*, de una de *Todea* y de tres *Leptopteris* se ha visto que era de $n = 22$ en todos los casos.

El protalo de *Osmunda*, que es análogo al de los demás géneros, es plano con una zona más gruesa central en almohadilla y dos alas laterales.

Los rizoides se encuentran en gran número a lo largo de la almohadilla. Tanto en esta almohadilla como en el margen aparecen los anteridios antes de que se formen los arquegonios. Los arquegonios también se desarrollan sobre la almohadilla o a lo largo de los bordes, y son parecidos a los de las ofioglosales. Después de la fecundación el proembrión se desarrolla considerablemente antes de que puedan distinguirse los primordios de los órganos adultos.

Las osmundáceas se consideran normalmente como una de las familias más primitivas de las filicales debido a que sus componentes tienen grandes esporangios que se desarrollan simultáneamente, un anillo poco desarrollado, numerosas

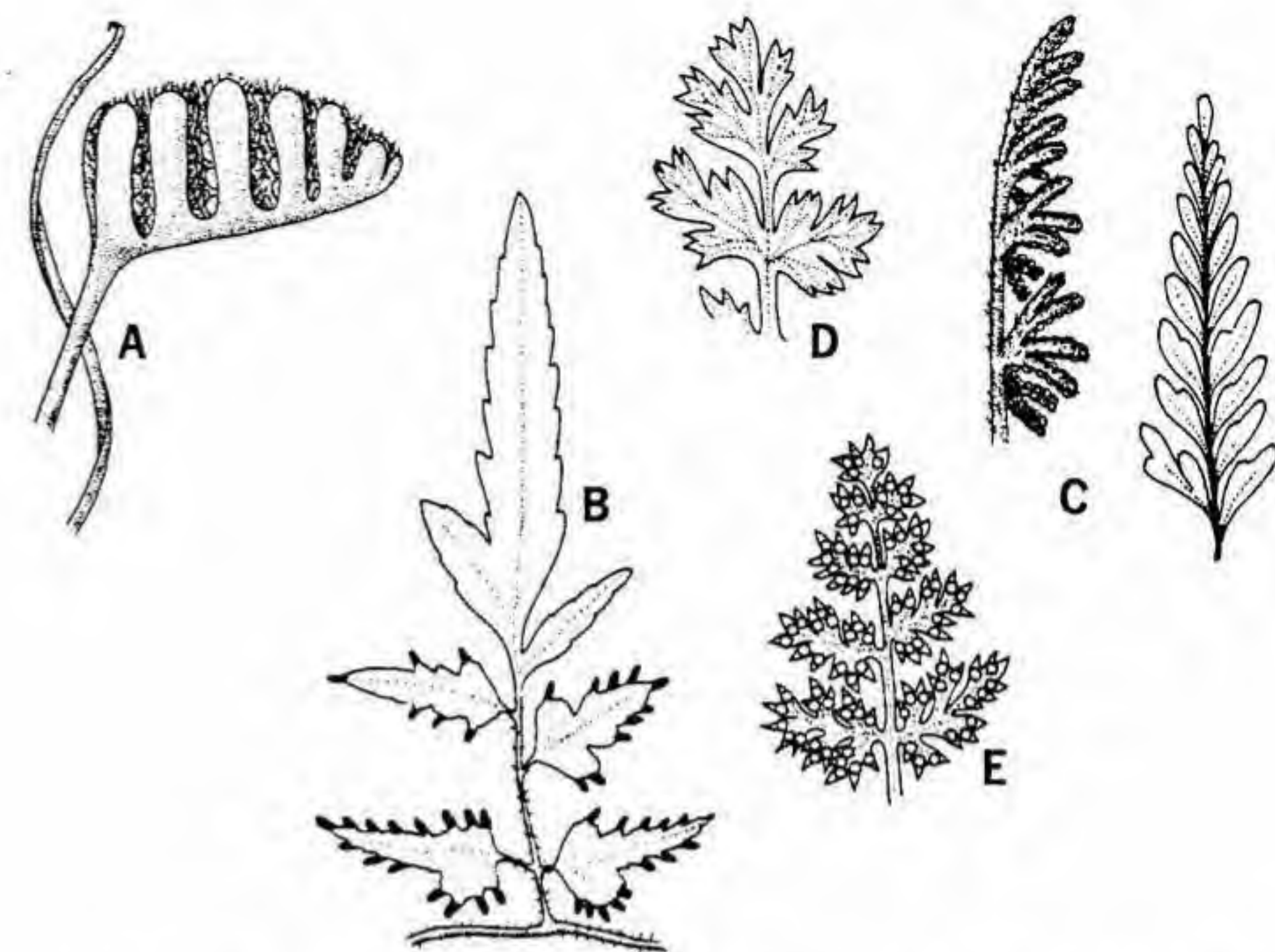


FIGURA 21-33 Hojas y esporangios de las Esquiceáceas. A, *Schizaea*, x 5; B, *Lygodium*, x 1; C, *Anemia*, x 1; D, E, *Mohria*, x 1.

esporas (128-500 o más) y espermatozoides, y un embrión de maduración retardada. Por su estructura maciza, su anillo débil y su desarrollo simultáneo, los esporangios son parecidos a los de los helechos eusporangiados, las marattiales y las ofioglosales. De este modo, las osmundáceas representan un grupo de transición entre los helechos eusporangiados y los leptosporangiados.

Familia esquiceáceas. Los helechos de la familia de las esquiceáceas han vivido desde el Carbonífero hasta la actualidad. Los fósiles más antiguos están constituidos por frondes que llevan esporangios y esporas parecidos a los de los géneros actuales. Los esporangios fósiles más antiguos tienen varias filas de células en el anillo en lugar de la sola fila de los géneros actuales, lo cual parece indicar que la reducción del anillo ha acompañado la evolución de los esporangios. El registro fósil de esta familia está igualmente bien documentado durante el Mesozoico con frondes, esporangios y esporas aisladas. En rocas del Cretácico hasta la actualidad se han encontrado fósiles que pueden atribuirse a géneros modernos y que indican que esta familia está actualmente menos extendida —probablemente debido al enfriamiento del clima durante el Terciario. Cuatro

de los géneros de las esquiceáceas se distribuyen principalmente por la zona intertropical. Dos de ellos, *Schizaea* y *Lygodium*, se extienden también por el Norte hasta el Este de Norteamérica y por el Sur hasta Australia y Nueva Zelanda. El género *Anemia* está distribuido por América tropical y subtropical y también se encuentra en Sudáfrica y en Madagascar. *Mohria* está limitada a Sudáfrica, Madagascar y otras islas del océano Índico.

Las hojas de los cuatro géneros son muy diferentes (fig. 21-33). La ramificación de la hoja es dicotómica en la mayoría de las especies de *Schizaea*, pinnada o palmada en *Lygodium*, y pinnada en *Anemia* y *Mohria*. La nerviación es pinnada y abierta en la mayoría de las especies, pero reticulada en otras. El tamaño de las hojas varía desde el limbo pequeño y simple de *Schizaea* hasta las largas frondes de algunas especies tropicales de *Lygodium*, que trepan a los árboles y alcanzan hasta 3 m de longitud.

La disposición de los tejidos vasculares varía desde la protostélica en *Lygodium*, la sifonostélica en *Schizaea* y *Anemia*, hasta la dictiostélica en *Mohria* (fig. 21-34). En la mayoría de las especies se encuentra un periciclo y una endodermis y el grosor del córtex es variable.

En todos los géneros, los esporangios están normalmente dispuestos a corta distancia del margen, en dos filas, sobre las pinnulas. Los esporangios, grandes y ovales, están más aislados que agrupados en soros, y están cubiertos por expansiones del tejido foliar. En el ápice de cada esporangio se encuentra un anillo dispuesto como un casquete, formado normalmente por una fila de células de pared engrosada. La dehiscencia se realiza siguiendo una sutura longitudinal de la pared del esporangio.

El número de esporas puede ser de 128 o, con mayor frecuencia, de 256 por esporangio. Son ovaladas y monorrasgadas en *Schizaea*, pero son subtriangulares y trirrasmadas en otros géneros (fig. 21-35). En las paredes de algunas esporas de *Anemia* y *Mohria* se encuentran costillas peculiares que corren en distintas direcciones sobre las diversas caras de la espora, confiriéndole un aspecto microscópico de costillas entrecruzadas en celosía. La ornamentación de las esporas de *Lygodium* varía desde engrosamientos reticulares hasta la pared lisa.

Los protalos son aplanados y cordiformes en tres de los géneros, pero filamentosos en *Schizaea*. Los órganos sexuales son parecidos a los de las demás filicales, excepto los arquegonios de *Schizaea*, que son totalmente superficiales.

Las Esquiceáceas, con representantes pertenecientes al Carbonífero inferior, constituyen la familia más antigua de las filicales. Durante el intervalo entre el Jurásico y el Terciario, las esquiceáceas estuvieron ampliamente distribuidas, por lo menos sobre la mayor parte del hemisferio Norte. Los cuatro géneros actuales se originaron al parecer hacia mediados del Mesozoico, puesto que sus restos se encuentran desde el Jurásico hasta el Cretácico.

Existen datos razonablemente buenos de la evolución de las esquiceáceas. Los esporangios del Carbonífero tienen varias capas de células anulares, que con frecuencia forman una zona irregular sobre el ápice. Por lo menos una especie del Mesozoico tiene un esporangio con anillo constituido por una sola fila de células; en varias otras especies, los esporangios tienen una segunda fila, poco desarrollada. Como mencionábamos más arriba, los géneros actuales tienen una sola fila de células, lo cual indica que paralelamente a la evolución se ha ido realizando la reducción del anillo.

Existen varias características estructurales de los géneros actuales que se consideran en general como primitivas: los esporangios grandes, con un

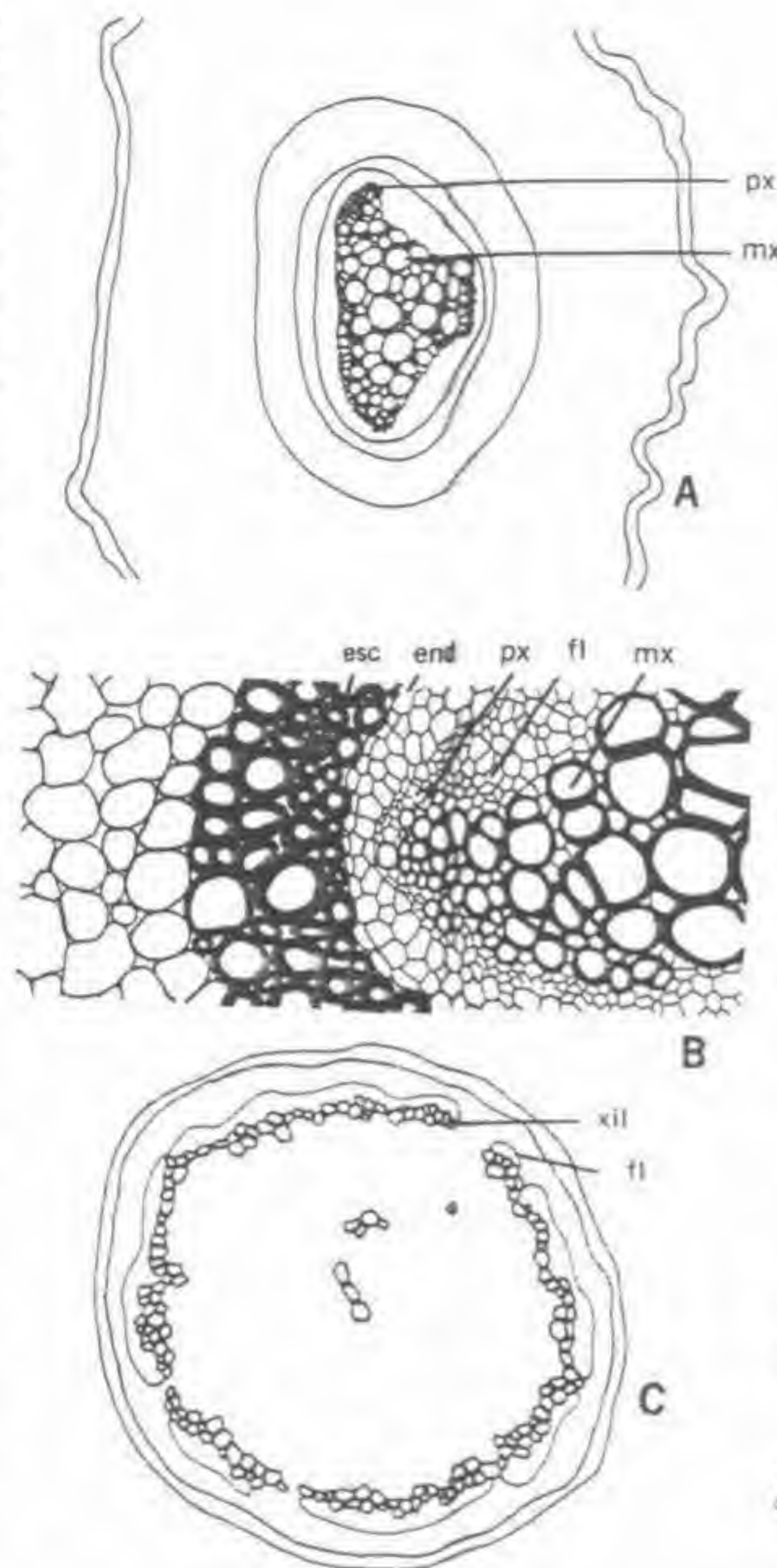


FIGURA 21-34 Anatomía vascular de los helechos esquiceáceos: A, protostela de tres brazos de *Lygodium* con protoxilema (px) en sus polos y metaxilema (mx) formando la parte central, X 30; B, corte transversal de una porción de la estela de *Lygodium* mostrando las fibras del esclerénquima (esc), la endodermis (end), el protoxilema (px), el metaxilema (mx) y el floema (fl), X 170; C, sifonostela de *Anemia* en corte transversal, mostrando el xilema (xil) y el floema (fl), X 15.

elevado número de esporas y dehiscencia longitudinal; el anillo en forma de casquete apical en lugar de en forma de fila transversa, oblicua o vertical; anteridios relativamente complejos, con

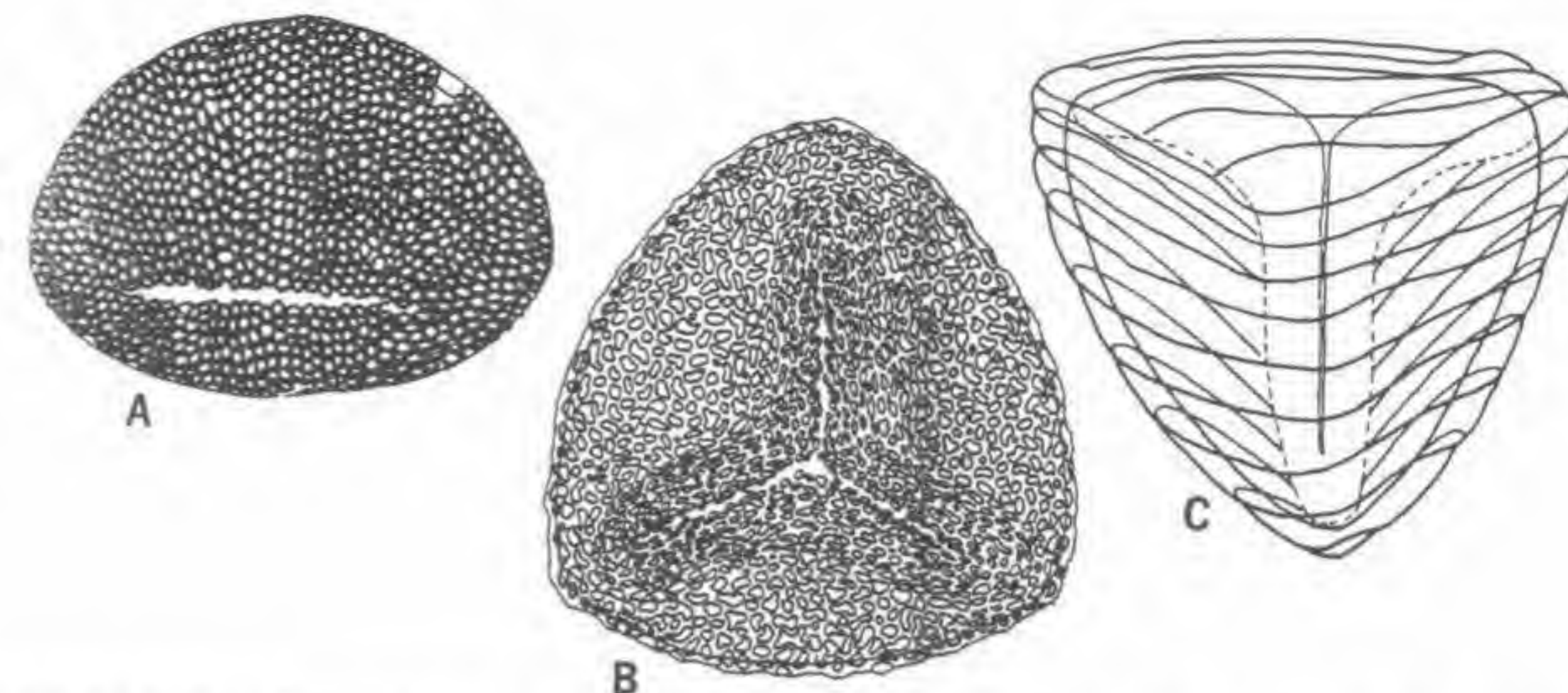


FIGURA 21-35 Esporas de los helechos esquiceáceos, X 1000: A, *Schizaea* con una gruesa ornamentación reticulada y una cicatriz de la tétrade de tipo monorrasgado; B, *Lygodium*, mostrando báculos aplanados y dispuestos irregularmente sobre la pared y la marca trirrasmada; C, *Anemia*, mostrando las costillas paralelas y los surcos que se incurvan rodeando la pared de la espora, y la marca trirrasmada parcialmente escondida en la parte superior.

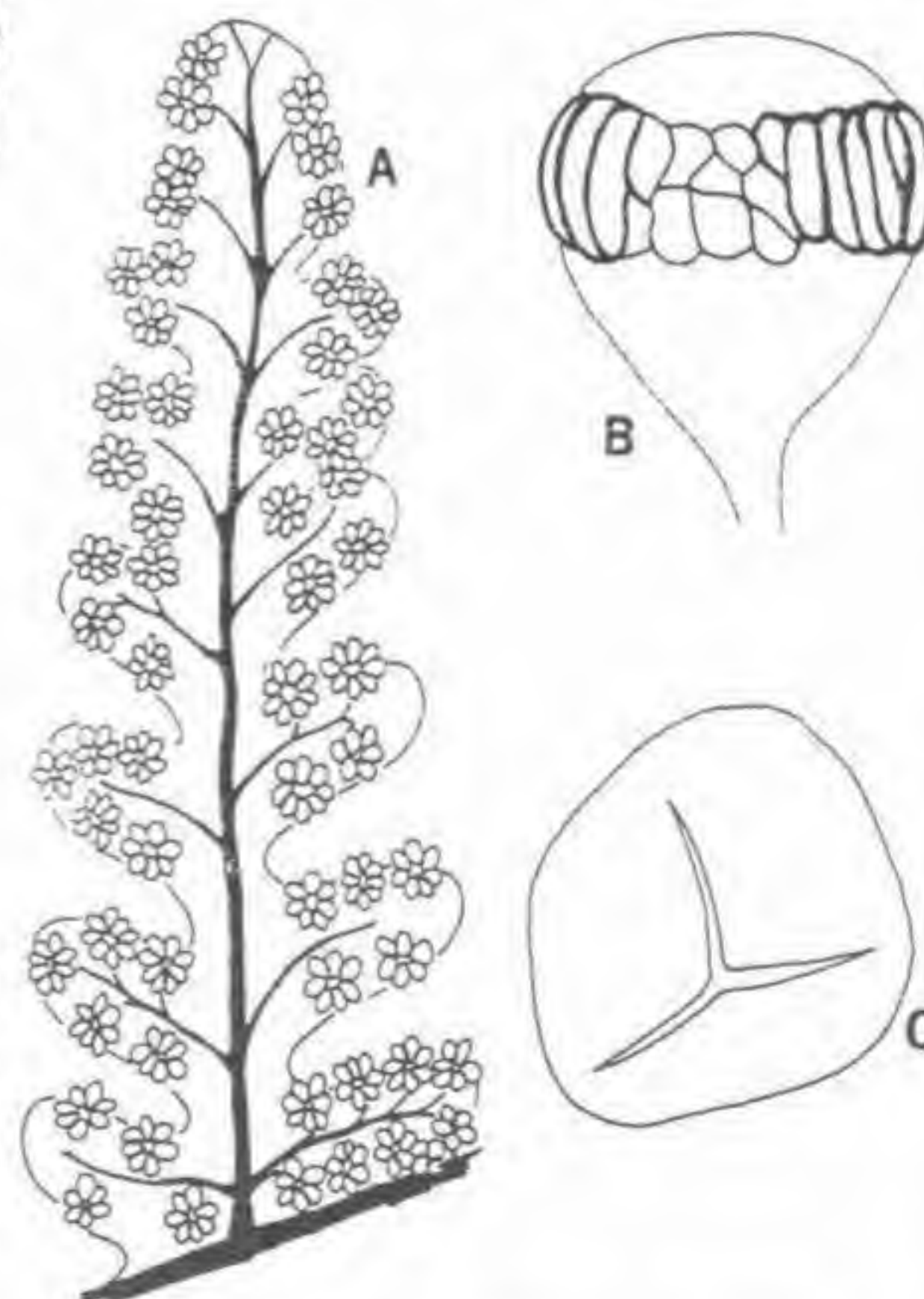


FIGURA 21-36 *Oligocarpia*: A, una pinna fértil mostrando la forma de las pinnulas y de los grupos de esporangios, X 10; B, esporangio aislado, mostrando el anillo, X 165; C, una espora de pared lisa y cicatriz trirrasmada, X 1000. (Según Abbott, con permiso de *Palaeontographica*.)

un elevado número de espermatozoides, y presencia de una protostela (en el rizoma de *Lygodium*).

Las esquiceáceas no parecen haber sido antecesoras ni descendientes de ninguna de las demás familias de las filicales. Como parece ser el caso de las osmundáceas, cabe buscar los orígenes de las Esquiceáceas en el complejo protopteridiales-cenopteridiales.

Familia gleicheniáceas. Las plantas de esta familia se conocen desde el Carbonífero hasta la actualidad. Como en las dos familias anteriores, las plantas de las gleicheniáceas parecen haber sido más abundantes y extendidas durante el Mesozoico, particularmente durante el período Cretácico. Actualmente existe un solo género, *Gleichenia*, con cuatro subgéneros ampliamente distribuidos por la zona tropical y subtropical, que en puntos determinados llega a constituir una característica destacada de la vegetación.

El género *Oligocarpia*, del Carbonífero (fig. 21-36), presenta afinidades con las gleicheniáceas. Las frondes de *Oligocarpia* son varias veces pinadas y llevan esporangios dispuestos en círculos cerca del extremo de los nervios de las pinnulas. La mayoría de los soros tienen de cuatro a cinco esporangios, pero algunos tienen más. Cada esporangio, pedunculado o globuloso, posee un anillo constituido por una sola fila de células alrededor del ecuador. Esta fila está interrumpida en un lado por una región longitudinal constituida por células de pared delgada, que probablemente

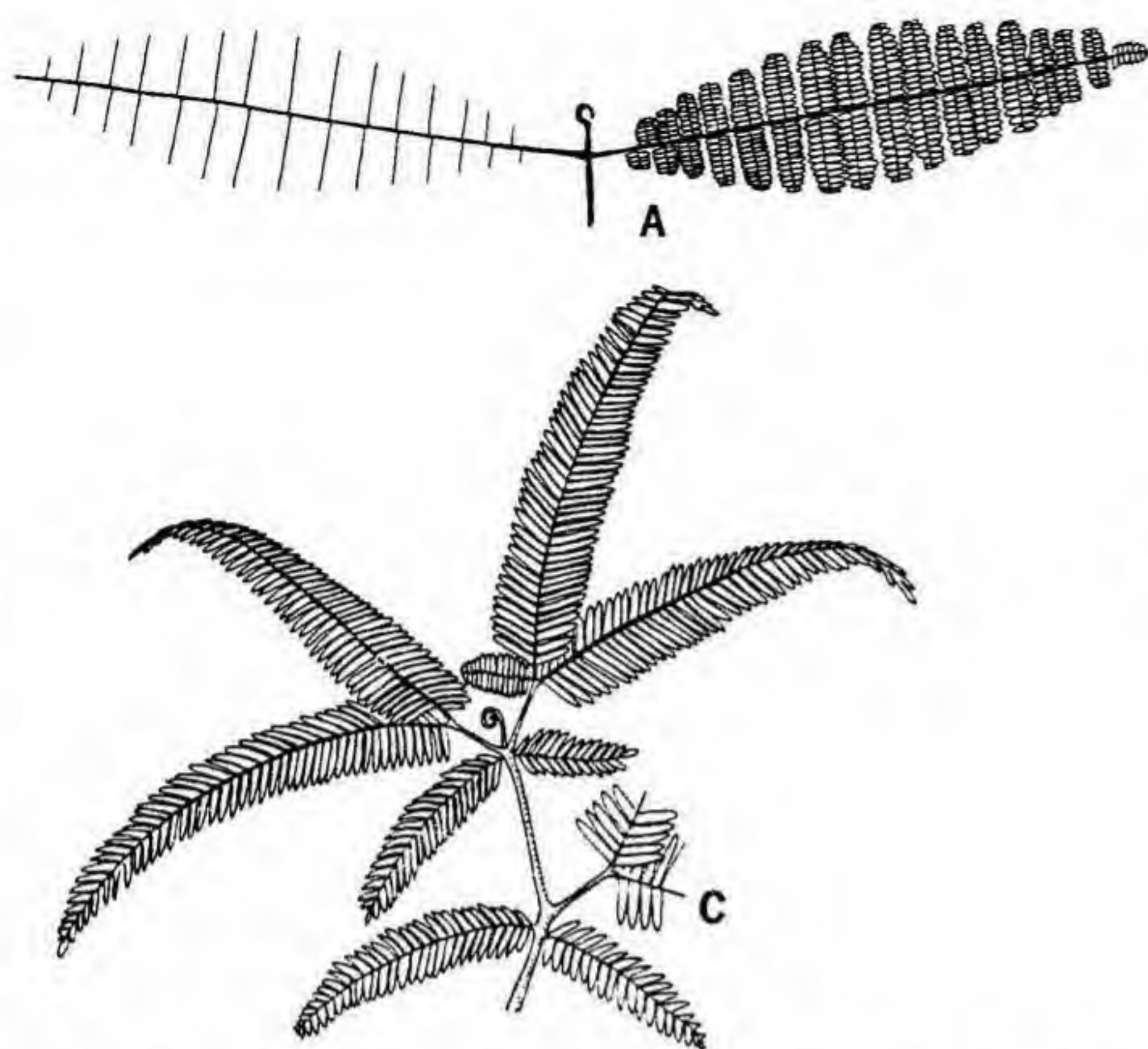


FIGURA 21-37 Tipos de ramificación en *Gleichenia*: A, ramificación bipinnada, con pinnas implantadas en ángulo recto sobre el raquis, X 0,2; B, disposición tripinnada, con pinnas secundarias formando ángulo recto con la pinna primaria, X 0,2; C, ramificación dicotómica del raquis y de las pinnas, X 0,2. (Según Holttum, con permiso del Government Printing Office, Singapur.)

interviene en la formación de la fisura de dehiscencia. Esta disposición es muy parecida a la del género actual *Gleichenia*.

Un género de frondes del Mesozoico ha recibido el nombre de *Gleichenites* —un nombre justificado por el íntimo parecido con *Gleichenia*. Durante el Terciario, los fósiles de esta familia son casi desconocidos en las latitudes medias y elevadas del hemisferio Norte, probablemente debido al enfriamiento de los climas que se produjo en esta era.

El género *Gleichenia*, grande y ampliamente distribuido, comprende unas 120 especies. Aunque es principalmente tropical y subtropical, se encuentra también en las regiones templadas del hemisferio Sur, notablemente en Australia. Muchas de sus especies son xerofíticas, y viven en lugares abiertos o en el borde de los bosques. En algunos lugares sus especies forman matorrales impenetrables que impiden el crecimiento de otras plantas. Algunas especies viven en las pendientes de las montañas, y otras en las sierras bajas.

Gleichenia, posee frondes implantadas sobre un rizoma rastrero a intervalos relativamente largos. Estas frondes son normalmente largas: algunas alcanzan una longitud de 6 m o más (fig. 21-37). Las frondes son una vez o, en ocasiones, tres veces pinnadas, con ramificaciones muy bien diferenciadas; el tipo de ramificación constituye la base para la división del género en subgéneros. La fronde tiene normalmente dos ramas laterales, con un propágulo apical en su punto de unión. En algunas especies no tiene lugar ninguna otra división de las frondes. Sin embargo, en otras, los propágulos de los ápices de las primeras frondes laterales producen otras dos ramas, y este proceso se repite hasta que se forma una fronde muy ramificada. Muchas especies tienen frondes de crecimiento indefinido.

Las pínulas pueden ser cortas y redondeadas o largas y estrechas; están completamente separadas una de otra. La nerviación es abierta y más o menos dicotómica (fig. 21-38 A). Los tejidos vasculares suelen ser protostélcos, pero dos

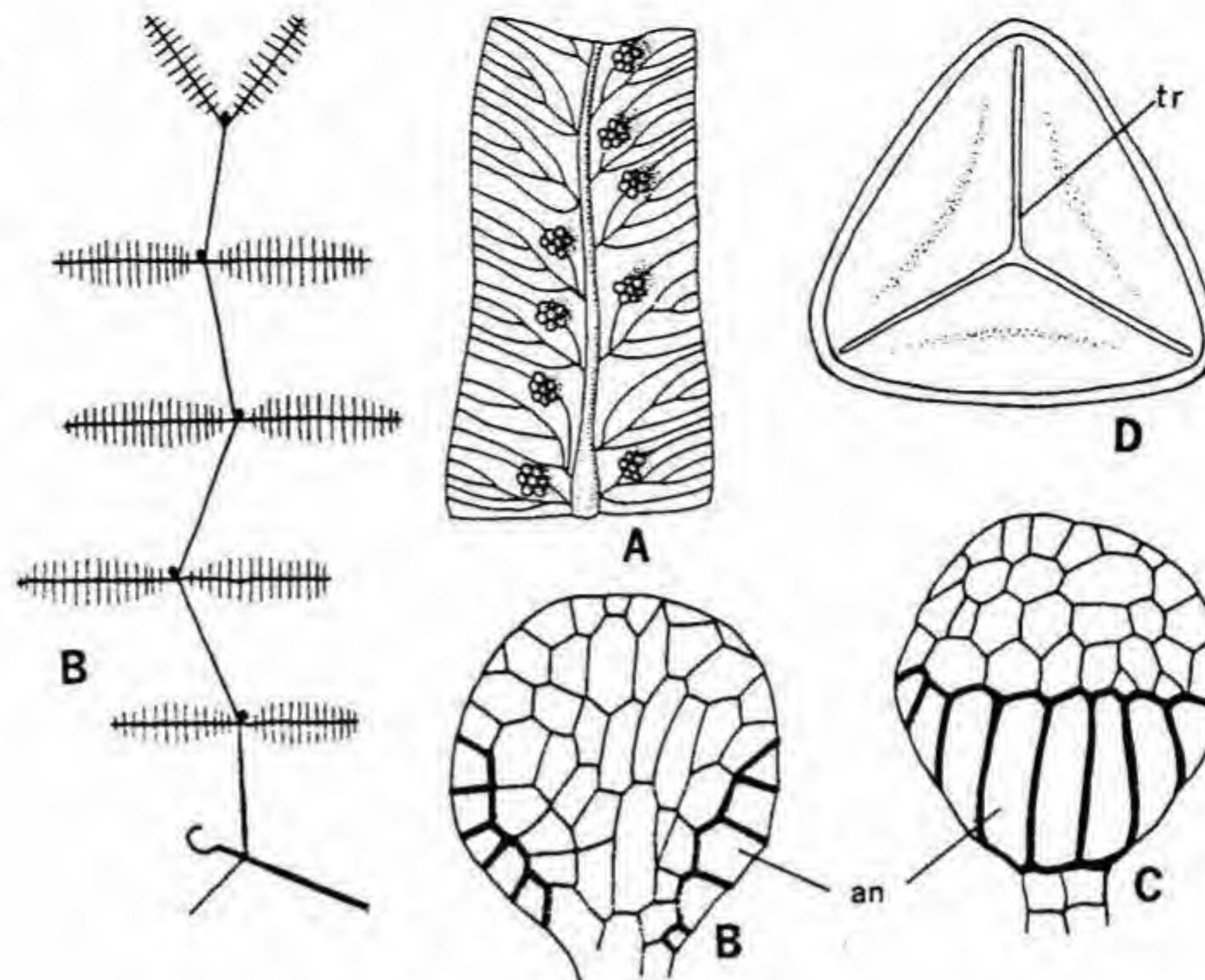


FIGURA 21-38 Esporangios y esporas de helechos gleicheniáceos: A, porción de una pínula mostrando la nerviación y los grupos de esporangios, X 3; B, C, esporangios mostrando la posición del anillo (an), X 170; D, espóra de *Dicranopteris*, con pared lisa, marca trirrasgada (tr) y costillas ligeramente engrosadas, señaladas en punteado, entre los brazos de la cicatriz, X 1000. (A-C, según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.; B, según Bower.)

especies tienen sifonostelas. El xilema es mesarca y las traqueidas son escalariformes. El xilema está completamente rodeado por el floema, el cual está a su vez encerrado por un periciclo y por una endodermis. El córtex de la mayoría de las especies posee abundante esclerénquima.

Los esporangios están agrupados en soros situados encima de nervios o en algunos casos en el ápice de éstos. Los soros contienen de cuatro a ocho esporangios dispuestos en círculo y están ordenados en dos filas, una en cada lado del nervio medio. Los esporangios son grandes y tienen un anillo constituido por una sola fila de células dispuesta oblicuamente y en sentido transversal (fig. 21-38 B, C). La dehiscencia se realiza a través de una abertura alargada.

Las esporas de *Gleichenia* se producen en números que varían de 128 a 1024 por esporangio. Son triangulares y trirrasgadas, y su tamaño varía de 30 a 50 micras (fig. 21-38 D). Las esporas de la mayoría de las especies tienen pared

delgada y están caracterizadas por una marca trirrasgada elevada sobre una costilla. En otro género (o subgénero), *Sticherus*, las esporas son reniformes y monorrasgadas y con una pared lisa y delgada.

El protalo es parecido al de *Osmunda*, con una zona central o almohadilla y dos alas laterales. Los órganos sexuales formados sobre la cara inferior del protalo son muy parecidos a los de las osmundáceas y de las demás familias de filicales. El embrión origina primordios, al igual que en los demás helechos: las primeras hojas y el tallo proceden de las células superiores, la raíz y el pie de las células inferiores del proembrión.

En el caso de la familia de las gleicheniáceas, el registro fósil indica que existe una línea de descendencia desde el Carbonífero hasta la actualidad, que sigue los géneros *oligocarpia-gleichenites-gleichenia*. Al igual que en las osmundáceas y en las esquisáceas, las gleicheniáceas descendieron con la mayor probabilidad del complejo protopteridiales-cenopteridiales, aunque no queda clara la existencia de una relación directa.

La mayor parte de los pteridólogos relacionan íntimamente a las gleicheniáceas con las ciateáceas, una familia de helechos arborescentes que estudiaremos más adelante. Ambas familias producen esporangios superficiales (abaxiales), que tienen anillo oblicuo y carecen de verdadero indusio. La idea más atractiva a este respecto es la de que las Ciataáceas podrían haber evolucionado a partir de algunas de las gleicheniáceas más antiguas, probablemente durante el Carbonífero superior o el Mesozoico inferior. Los fósiles más antiguos claramente atribuibles a las ciataáceas pertenecen al Jurásico, lo cual nos indica que esta familia tuvo un origen mucho más tardío que la de las gleicheniáceas.

Entre las características primitivas de las gleicheniáceas tenemos las siguientes: tallos protostélcos y dicotómicos, presencia de pelos en lugar de escamas sobre los tallos de algunas especies, grandes esporangios con anillo oblicuo, gran número de esporas y desarrollo simultáneo de los esporangios (tipo simple).

Familia matoniáceas. Las plantas actuales de esta familia se clasifican en dos géneros *Matonia* y *Phanerosorus*, ambos limitados a la región Indo-Malaya; un contraste bien marcado con la distribución bastante amplia de que gozaban durante el Mesozoico, época en la cual se encontraban en Europa, Norteamérica y Asia. Los restos del Terciario pertenecientes a esta familia son prácticamente desconocidos en las latitudes



FIGURA 21-39 *Phlebopteris* del Triásico del sudoeste de Estados Unidos, X 1. (Fotografía cortesía de C. A. Arnold, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

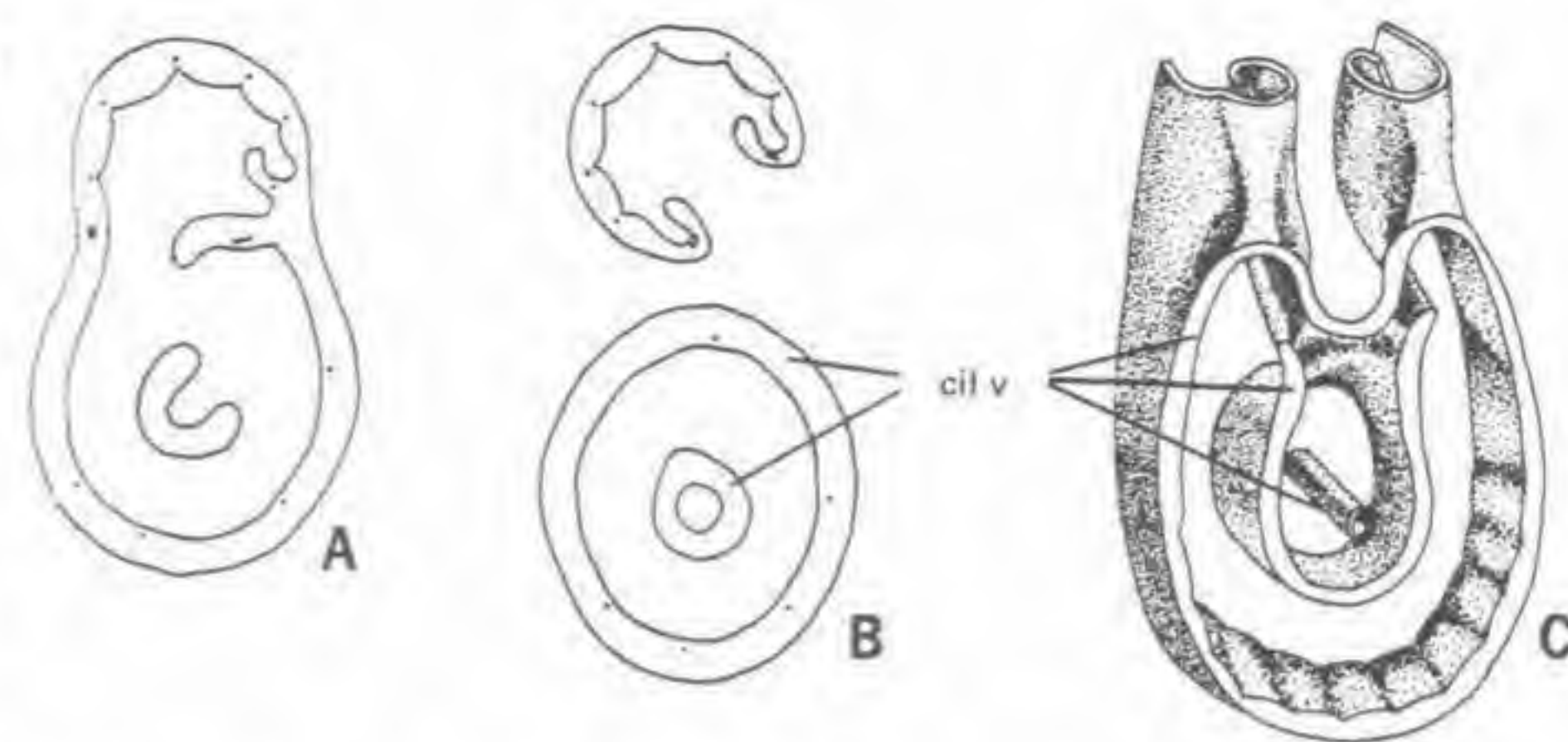


FIGURA 21-40 Anatomía vascular de *Matonia*: A, corte transversal de un tallo joven, mostrando un rastro foliar que empieza a formarse en la parte de arriba, X 8; B, el rastro foliar se ha separado completamente de la periferia del cilindro vascular (cil v), X 8; C, disposición vascular tricíclica de un rizoma viejo, mostrando las relaciones entre los rastros foliares y tanto el segundo como el tercer cilindro de xilema y de floema, X 10. (Según Tansley y Lulham.)

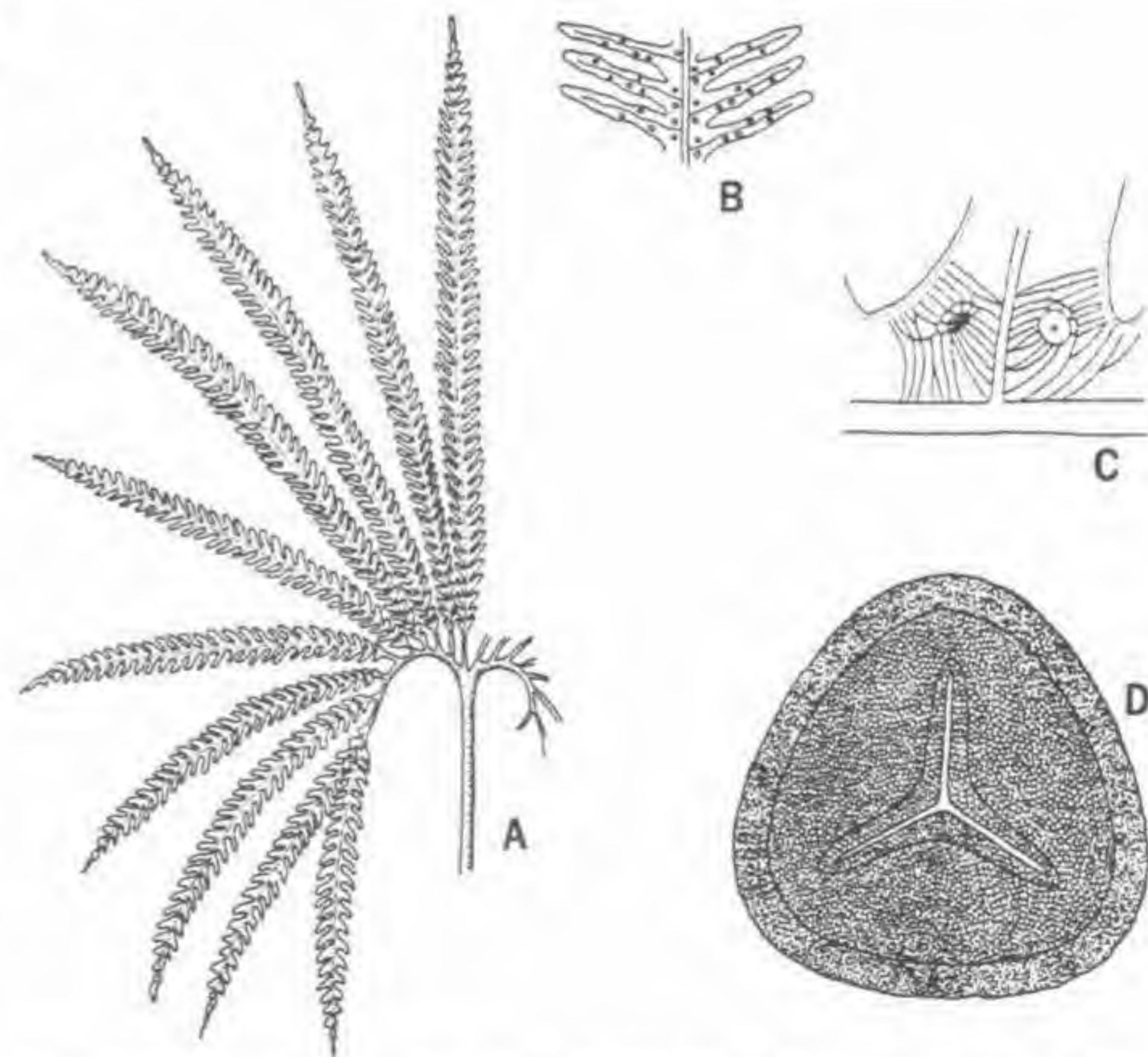


FIGURA 21-41 Matoniáceas: A, parte de una fronde de *Matonia* mostrando dos ramas laterales primarias y las pinnas pecioladas que parten de una de ellas, X 0,2; B, diversas pinnulas de *Matonia*, mostrando la posición de los soros, X 0,5; C, porción basal de una pinnula de *Matonia*, mostrando la nerviación en las proximidades de dos esporangios, X 2; D, espóra de *Phanerosorus*, mostrando la densa ornamentación escabrosa y reborde engrosado rodeando la cicatriz trirragada, X 800. (A-C según Holttum, con permiso del Government Printing Office, Singapur.)

elevadas del hemisferio Norte y del Sur, lo cual indica que el área de esta familia puede haberse reducido durante el Cretácico o el Terciario inferior.

Tanto las plantas fósiles como las actuales, pertenecientes a *Matonia*, están caracterizadas por una división apical de la fronde en dos ramas laterales iguales. Cada una de estas ramas vuelve a dividirse en una serie de pinnas que contienen a la vez una nerviación pinnada y abierta y nervios anastomosados, particularmente en las proximidades de los soros.

El género fósil mejor conocido es *Phlebopteris*, que se encuentra desde el Triásico superior hasta el Cretácico inferior (fig. 21-39). La fronde de este género se ramifica también en el ápice y lleva pinnas acintadas que parten del raquis en ángulo recto. Cada pinna tiene un nervio central y nervios laterales que se anastomosan entre sí. Los soros de las pinnas fértiles están dispuestos en dos filas, una a cada lado del nervio medio. Cada soro es circular, y comprende de 5 a 15 esporangios, todos ellos con anillo oblicuo.

Los géneros actuales tienen una distribución geográfica muy limitada. *Matonia* se encuentra en

montañas aisladas de Malaya y Borneo, y *Phanerosorus* se encuentra en puntos parecidos de Borneo y de Nueva Guinea. Ambos géneros tienen un largo rizoma rastrero que se ramifica dicotómicamente. Este rizoma es singular por el hecho de que el tejido vascular está constituido normalmente por tres sifonostelas concéntricas: una disposición denominada policíclica (fig. 21-40). Cada sifonostela es anfifloica, con xilema mesarca y traqueidas escalariiformes. Los intersticios foliares se encuentran tanto en la sifonostela media como en la externa, pero no en la central, que es en algunos casos protostélica, particularmente en los rizomas jóvenes. Los rastros foliares que parten de los nudos tienen forma de C en sección transversal.

Las frondes de esta familia son también peculiares. En *Matonia*, el pecíolo es largo y se bifurca en dos ramas laterales (fig. 21-41 A), que a su vez vuelven a ramificarse muchas veces, originando así una fronde en forma de abanico con ramas pinnadas que parten radialmente del extremo del pecíolo. Por este tipo de ramificación *Matonia* se parece íntimamente al género *Phlebopteris*. *Phanerosorus* tiene un tipo de

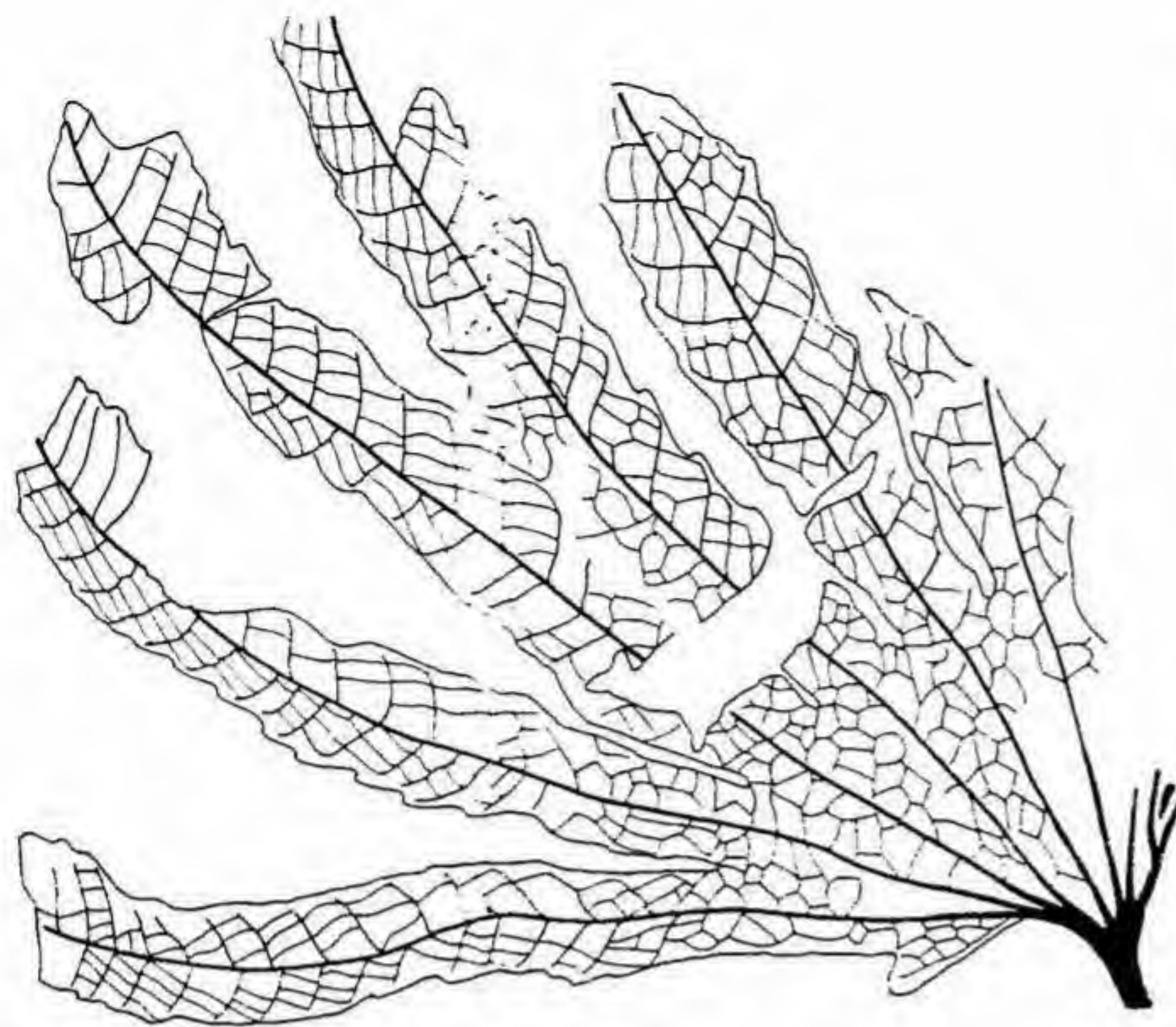


FIGURA 21-42 *Clathropteris*, una hoja del Triásico superior de Groenlandia, mostrando la división del limbo y la nerviación, X 1. (Según Harris, con permiso de Meddelelser om Grönland.)

fronde distinto, delgado y rastrero, y desigualmente bifurcado en la parte distal. Las pinnulas poseen nervios medios, de los cuales parten venas laterales que se anastomosan entre sí. El débil retículo así formado está mejor diferenciado en las pinnulas fértiles.

Los soros se hallan dispuestos en dos filas, una a cada lado del nervio medio, y normalmente están situados en el punto de bifurcación de las venas que se anastomosan (fig. 21-41 C). Cada soro comprende de seis a nueve esporangios. Estos esporangios están dispuestos en anillo y cubiertos por un indusio, que es una expansión tectriz del tejido situado en el interior del anillo esporangial. Cada esporangio posee un anillo de una sola fila, dispuesto oblicuamente sobre la pared. En esta familia se encuentran esporas tanto trirrasmadas como monorrasmadas, al parecer incluso dentro de una misma especie. Muchas esporas tienen el perisporio delgado, con ornamentación variable desde la lisa hasta la escabrosa (fig. 21-41 D). Los protalos se describen como parecidos a los de *Gleichenia*.

El registro fósil de las matoniáceas parece ser muy claro desde el Triásico hasta la actualidad.

Aunque no se conocen intermediarios fósiles directos, la relación más íntima es la establecida con las gleicheniáceas, basada en los parecidos de los esporangios y de los soros abaxiales. Hay también una relación con el género *Dipteris* de las polipodiáceas (*sensu Holttum*), que tiene una ramificación dicotómica de la fronde, soros abaxiales y un anillo oblicuo. También esta vez la relación es remota, puesto que las matoniáceas y las polipodiáceas son muy distintas de las de los tiempos del Triásico.

Familia polipodiáceas. (*Sensu Holttum.*) Esta familia ha sido revisada recientemente para abarcar los géneros *Dipteris*, *Polypodium* y varios otros que se consideraba representaban un grupo filogenético natural. Al mismo tiempo, muchos de los géneros anteriormente relacionados con *Polypodium* se clasifican dentro de la familia dennstaedtiáceas. Aunque es demasiado pronto para ver hasta qué punto será aceptable este nuevo esquema de clasificación, varios investigadores dedicados a los helechos ya lo han adoptado.

Como en las matoniáceas, los primeros fósiles de las polipodiáceas nos vienen del Triásico.

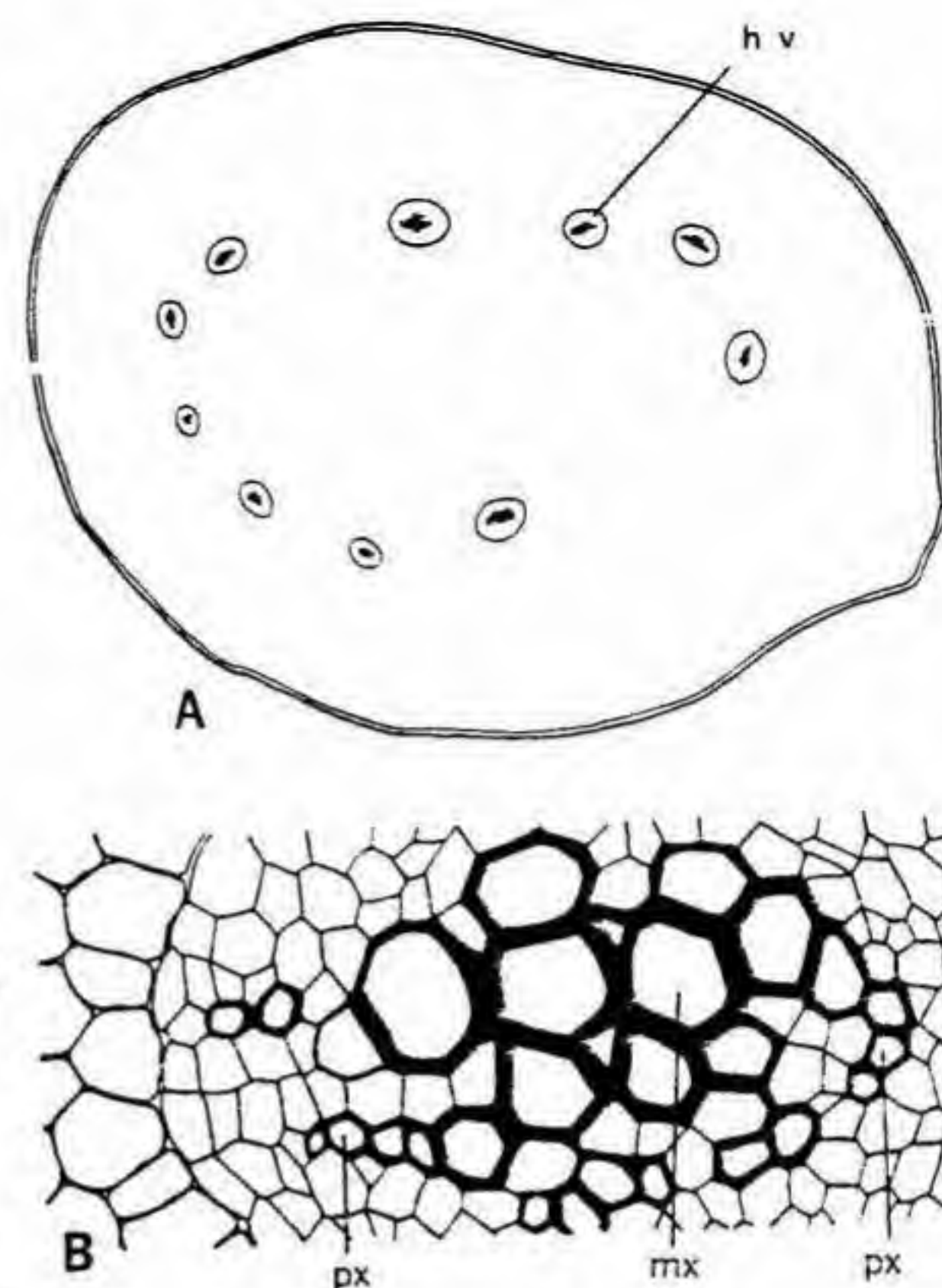


FIGURA 21-43 *Polypodium*: A, corte transversal del tallo, mostrando la disposición dictiostélica de los haces vasculares (*h v*), X 2; B, haz vascular de A, mostrando el protoxilema (*px*) y el metaxilema (*mx*), X 25.

Se distinguen varios géneros, algunos de ellos con frondes muy grandes. Uno de los géneros mejor conocidos es *Clathropteris*, que se ha encontrado con bastante frecuencia en rocas del Mesozoico (fig. 21-42). La planta está constituida por una fronde dividida en forma palmada en lóbulos bien diferenciados que rematan el pecíolo. Cada lóbulo tiene un margen dentado, venas laterales rectas y un retículo de venas reticuladas que reúnen las laterales. Los soros están dispuestos en una fila sobre cada lado de los nervios principales, como en *Dipteris*, un género actual. Se conocen también del Mesozoico varios otros géneros íntimamente relacionados, con frondes y soros. Un dato interesante es que se han encontrado en estos géneros números de esporas por esporangio que varían desde 64 hasta 512. En el hemisferio Norte, en donde *Polypodium* es el principal representante, esta familia parece haber disminuido marcadamente su importancia durante el Cretácico superior y el Terciario.

La mayoría de los géneros actuales, aproxi-

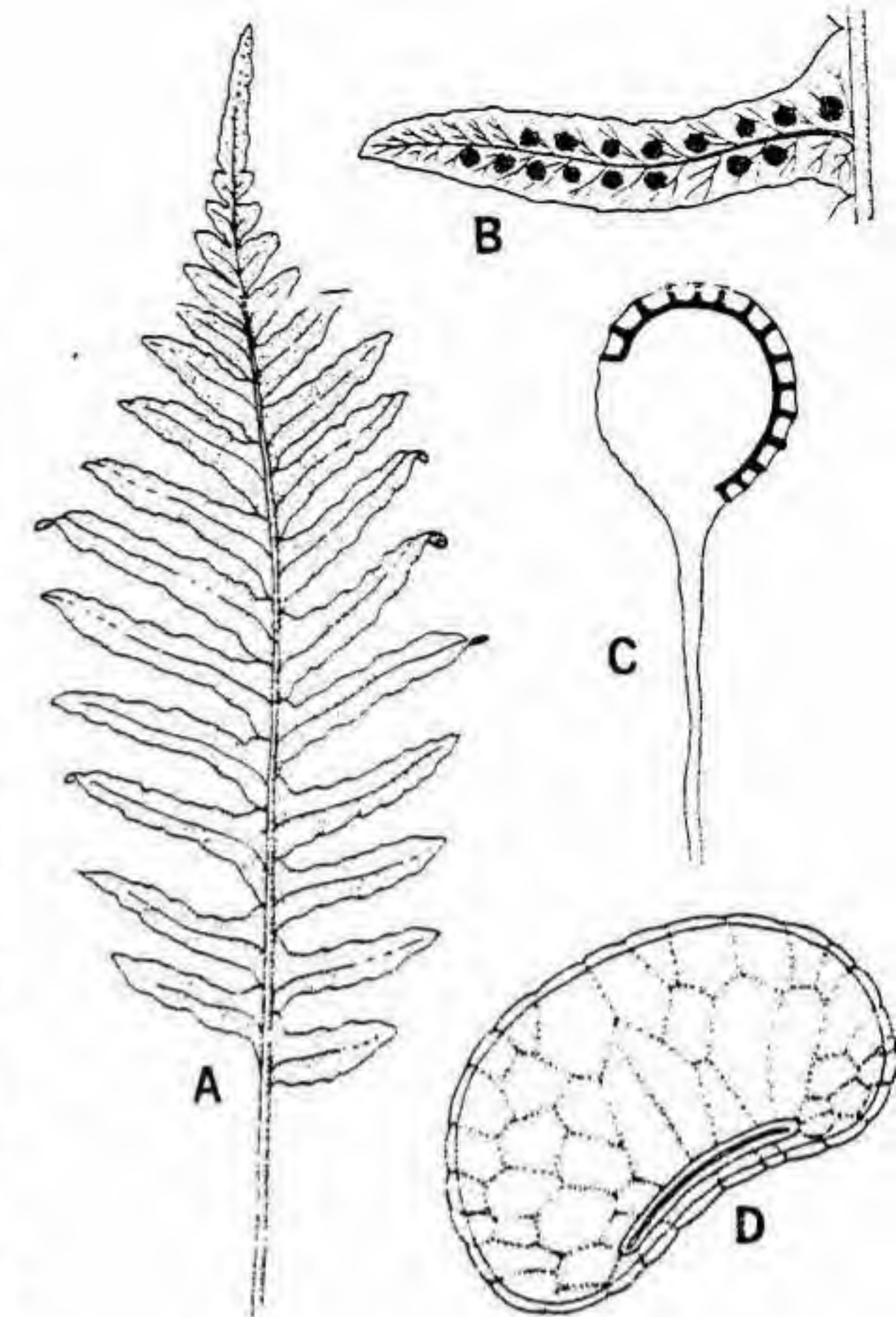


FIGURA 21-44 *Polypodium*: A, una fronde mostrando la forma de las pinnulas, X 0,5; B, una de las pinnulas, mostrando la nerviación y los soros exindusiados, X 1; C, esporangio con anillo vertical, X 100; D, una espóra monorrasmada con verrugas poligonales o hexagonales, X 1000.

madamente unos veinte, se encuentran en la región tropical y subtropical, particularmente en Asia Oriental. En unos pocos géneros primitivos, el cilindro vascular es una sifonostela maciza; en la mayoría de los demás el cilindro es una dictiostela constituida por un anillo de filamentos vasculares (fig. 21-43 A, B). La mayoría de los géneros son epifíticos y están provistos de un rizoma rastrero. Las frondes aparecen en dos filas sobre el rizoma y pueden ser desde enteras hasta lobuladas o pinnadas (fig. 21-44 A, B). Casi todos los géneros están caracterizados por la nerviación reticulada. Los soros son muy variables pero carecen de indusio; algunos soros son redondeados mientras que otros son diversamente alargados en el sentido de los nervios o paralelos al margen. Los esporangios son pedunculados y tienen un anillo vertical constituido por una sola fila de células (fig. 21-44 C). La dehiscencia es transver-

sal. Las esporas de la mayoría de las especies son bilaterales y monorrasgadas, sin perisporio, y en muchos casos provistas de una ornamentación verrucosa y reticulada (fig. 21-44 D).

El parecido en la ramificación de las frondes, en la nerviación y en la estructura de los soros indica que los géneros fósiles del Mesozoico son antecesores directos de los géneros actuales. Algunos investigadores han intentado relacionar esta familia con la de las Matoniáceas, que tiene frondes parecidas. Sin embargo, en las matoniáceas existen indusios que recubren los soros, lo cual parece indicar que su relación con las polipodiáceas puede ser más bien lejana.

Familia himenofiláceas. Los helechos de esta familia tienen un limbo delicado, constituido por una sola capa de células. Esta familia se considera por lo general como primitiva, pero son escasos los fósiles que pueden atribuírsele con certeza. Ciertos fragmentos de frondes con esporangios encontrados en el Carbonífero se han descrito con el nombre de *Hymenophyllum*; estos esporangios tienen un anillo transversal u oblicuo parecido al de los de *Hymenophyllum* actuales. Sin embargo, algunos investigadores dudan de que los fósiles hayan sido correctamente interpretados y vacilan antes de aceptarlos como prueba de que hayan existido miembros de esta familia durante el Paleozoico. Ciertas esporas del Cretácico y del Terciario son parecidas a las de *Hymenophyllum*.

Los dos géneros actuales principales, *Hymenophyllum* y *Trichomanes*, suelen ser divididos en varios géneros, cada uno de ellos con una o más especies. Las plantas de estos géneros viven en zonas muy húmedas, especialmente en bosques lluviosos tropicales, en donde muchas viven en forma epifítica en hábitats sombríos. Geográficamente, están muy ampliamente distribuidas, y se encuentran por lo menos desde latitudes de 53° Norte hasta 45° Sur.

Los rizomas son relativamente delgados y rastreros, y están provistos de pelos durante la primera fase de su desarrollo. Cuando existen, las raíces son adventicias. Las frondes parten en dirección hacia arriba desde el ápice del rizoma, ya sea aisladamente o en pequeños grupos. El tamaño y la forma de su limbo varía ampliamente, y puede ser entero o profundamente lobulado (fig. 21-45 A, B). Como hemos observado anteriormente su limbo tiene una sola célula de grosor, con la excepción de los nervios. La nerviación es abierta y dicotómica. En muchas especies de *Trichomanes*, se encuentran falsos nervios, filas simples de células especializadas que parecen servir

como soporte mecánico del margen del delicado limbo.

El tejido vascular es protostélico, algunas veces provisto de un considerable parénquima en el xilema. El cilindro vascular está rodeado sucesivamente por bandas de parénquima pericíclico y endodermis. El córtex de casi todas las especies es más delgado que el de las demás filicales (fig. 21-45 F, G).

Los soros están dispuestos en posición terminal junto al margen de la hoja, normalmente en el extremo de los lóbulos uninerviados o en los extremos de cada nervio (fig. 21-45 C). Cada soro se encuentra elevado sobre un receptáculo, y está cubierto por un indusio que origina dos expansiones de tejido: una de ellas partiendo de la superficie abaxial, y la otra partiendo de la adaxial. Estas expansiones cubren los soros hasta que se liberan las esporas. El desarrollo de los esporangios es gradual, con los de la parte superior del receptáculo que maduran al principio, y los de la parte inferior que lo hacen los últimos. Cada esporangio tiene un anillo oblicuo constituido por una sola fila de células y se abre por una fisura transversal (fig. 21-45 D).

Las esporas son triangulares y están provistas de pared delgada, con una marca trirrasgada bien desarrollada, y una ornamentación que puede ser de granulosa a baculada (fig. 21-45 E). Su tamaño varía entre 15 y 60 micras, y su número varía también desde 128 a 512 por esporangio. La germinación se realiza rápidamente, pero los protalos crecen con lentitud. *Hymenophyllum* tiene un talo en forma de cinta, con lóbulos irregulares y rizoides marginales; *Trichomanes* tiene un protalo filamentos, varias veces ramificado. Tanto los anteridios como los arquegonios están implantados en los últimos lóbulos. Los anteridios son emergentes, poseen una pared constituida por varias capas de células y producen un número de espermatozoides superior al de las demás filicales. Los arquegonios están caracterizados por sus cuellos relativamente largos y curvados.

El registro fósil nos ofrece pocos datos relativos a la evolución de las himenofiláceas, excepción hecha de la posibilidad de que hayan empezado en el Carbonífero. Probablemente estaban más extendidas durante el Mesozoico superior y el Terciario, por lo menos en el hemisferio Norte. Una especie actual hallada recientemente en las islas de la Reina Carlota, al oeste de la costa del Canadá, representa probablemente un resto de las floras del Terciario que persistió durante las glaciaciones del Pleistoceno.

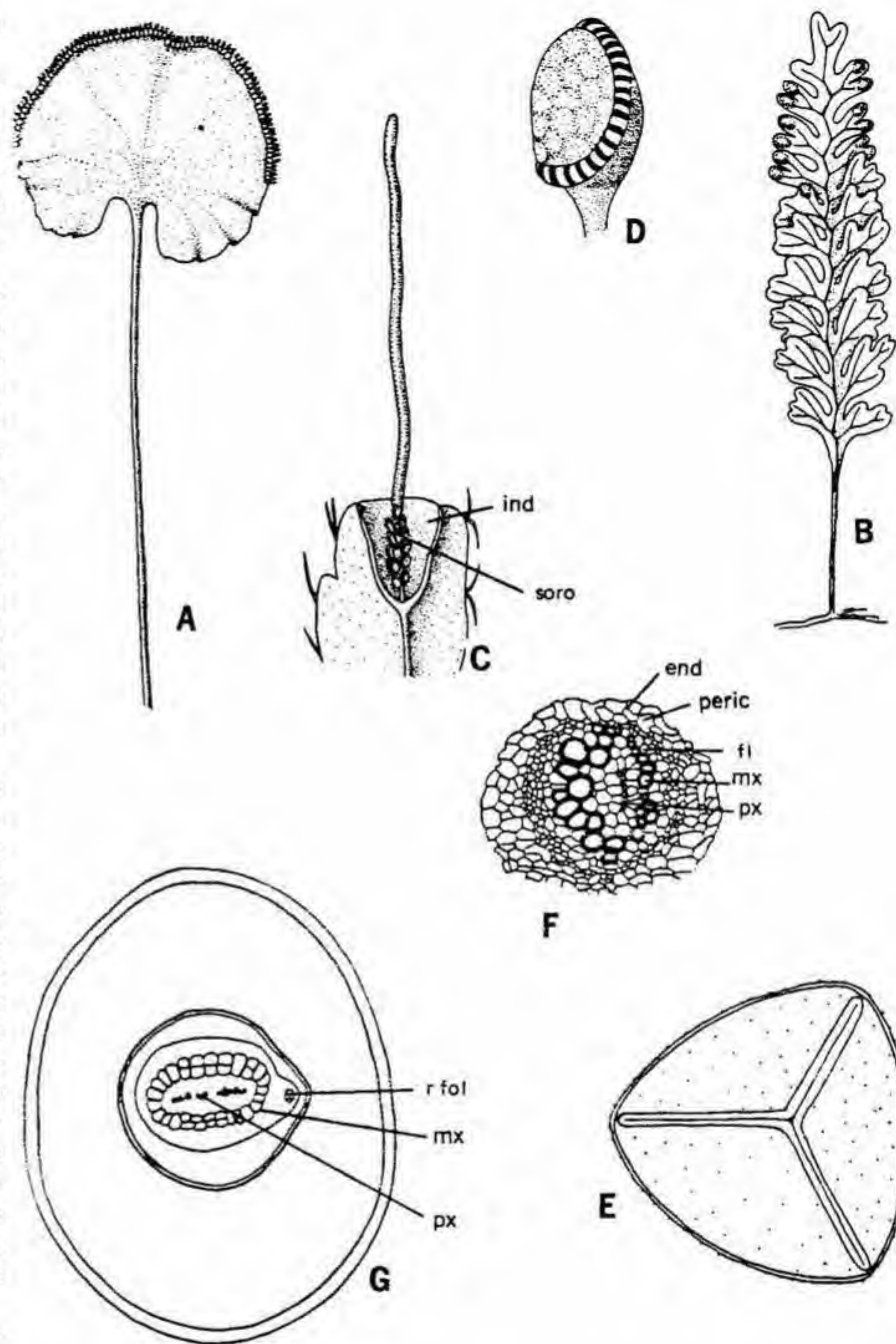


FIGURA 21-45 Himenofiláceas: A, una hoja de *Cardiomane*, mostrando la nerviación y los soros marginales, x 0,5; B, fronda de *Hymenophyllum*, con esporangios sobre sus pínulas distales, x 1; C, corte vertical de un soro de *Trichomanes*, mostrando el indusio (ind), x 100; D, esporangio con un anillo oblicuo, x 120; E, espora de *Mecodium* con un reborde engrosado junto a la marca trirrasgada, y una ornamentación ligeramente baculada, x 1000; F, un haz vascular de *Hymenophyllum*, mostrando el protoxilema (px), metaxilema (mx), floema (fl), periciclo (peric) y endodermis (end), x 25; G, corte transversal del tallo de *Hymenophyllum*, con el haz vascular central y un rastro foliar (r fol), x 60. (C, D, según Bauer; F, G, según Boodle.)

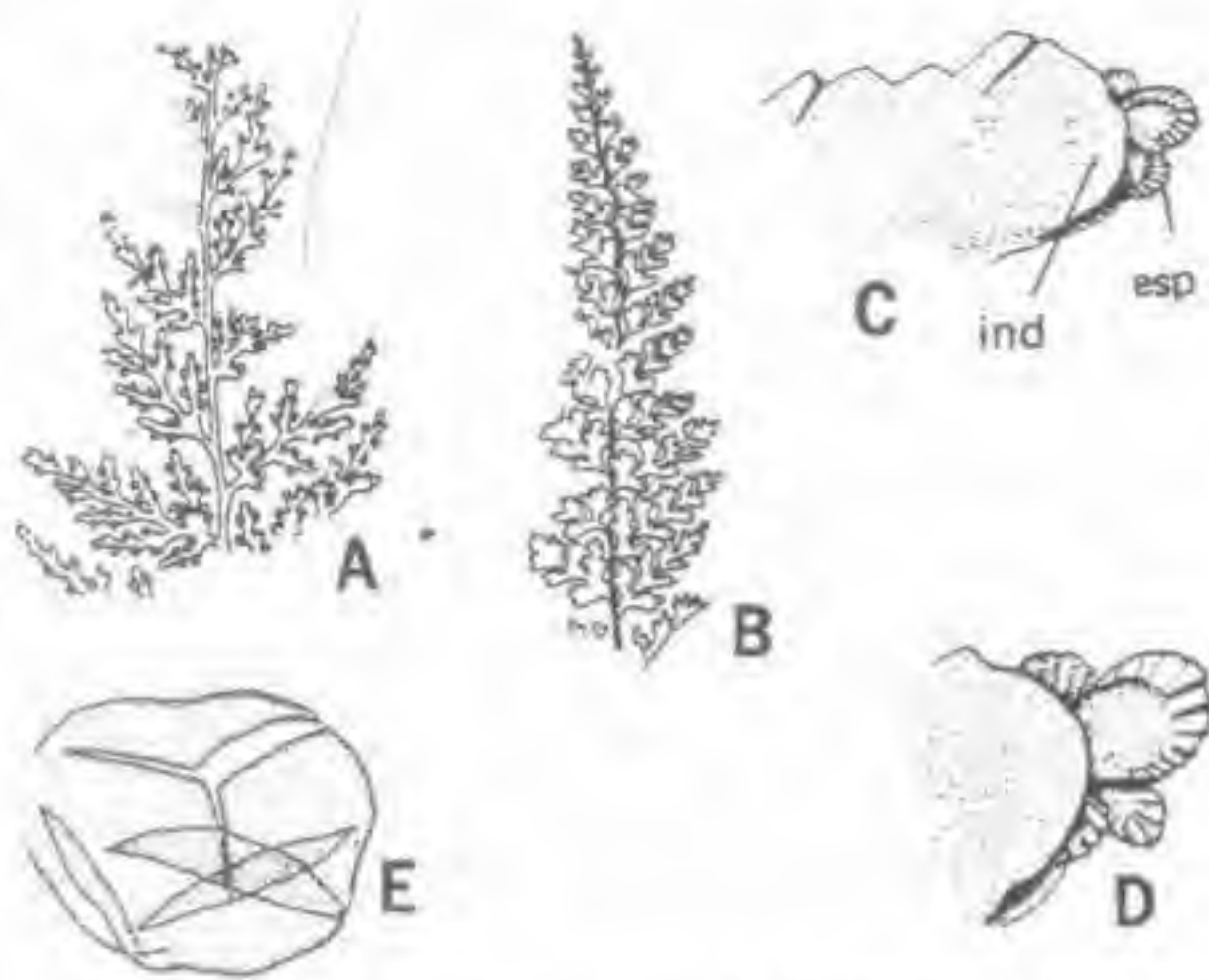


FIGURA 21-46 *Coniopteris*: A, B, fragmentos de pinnas, mostrando esporangios en A, x 1; C, D, soros con indusio (*ind*) recubriendo los esporangios (*esp*); C, x 20; D, x 40; E, una espóra encontrada en un esporangio, x 400. (Según Harris, con permiso de British Museum—Natural History.)

Las himenofiláceas se consideran con frecuencia como un grupo primitivo. Sin embargo, algunos de los supuestos caracteres primitivos —tales como su pequeño tamaño, limbo delgado, pequeña cantidad de tejido vascular y gametofitos diminutos— son con mayor probabilidad resultado de una reducción acompañada por una especialización ecológica a las condiciones húmedas. Otros caracteres, como los soros marginales, el tallo protostélico, la nerviación dicotómica y la gran producción de esporas y de espermatozoides son probablemente caracteres auténticamente primitivos. Sin embargo, la presencia de indusios y el desarrollo gradual de los esporangios se consideran características evolucionadas, en comparación con las de las familias primitivas como las osmundáceas y las gleicheniáceas. Probablemente las himenofiláceas no están directamente relacionadas con otras familias de las filicales; pueden haber evolucionado a partir de un grupo independiente incluido en el complejo protopteridales-cenopteridales.

Familia dicksoniáceas. Los cinco géneros de esta familia corresponden principalmente a helechos arborescentes, predominantemente de los trópicos, pero también ampliamente extendidos por las regiones templadas cálidas del hemisferio Sur, particularmente por Australasia.

Esta familia parece haber tenido su principio en el Mesozoico; en algunos horizontes del Jurásico y del Cretácico se encuentran abundantes restos de helechos que se suponen de esta familia.



FIGURA 21-47 Un helecho arborescente en Costa Rica, x 0,02. (Fotografía cortesía de J. Kuijt.)

Al parecer esta familia empezó a retirarse del hemisferio Norte durante el Cretácico superior, puesto que en el Terciario de Norteamérica son desconocidos los representantes fósiles de este grupo.

El género fósil mejor conocido es *Coniopteris*, que se encuentra abundantemente en el Jurásico del hemisferio Norte y esporádicamente en el del hemisferio Sur (fig. 21-46). Las frondes son por lo menos tres veces pinnadas, con pinnulas alargadas y con varios lóbulos. Los soros están situados en el borde de los lóbulos y están recubiertos por expansiones indusiales, por lo cual recuerdan íntimamente los soros de los géneros actuales.

Se conocen aproximadamente 30 especies distribuidas en cinco géneros, de entre los cuales *Dicksonia* y *Cibotium* son los que comprenden mayor número de especies. La mayoría de las

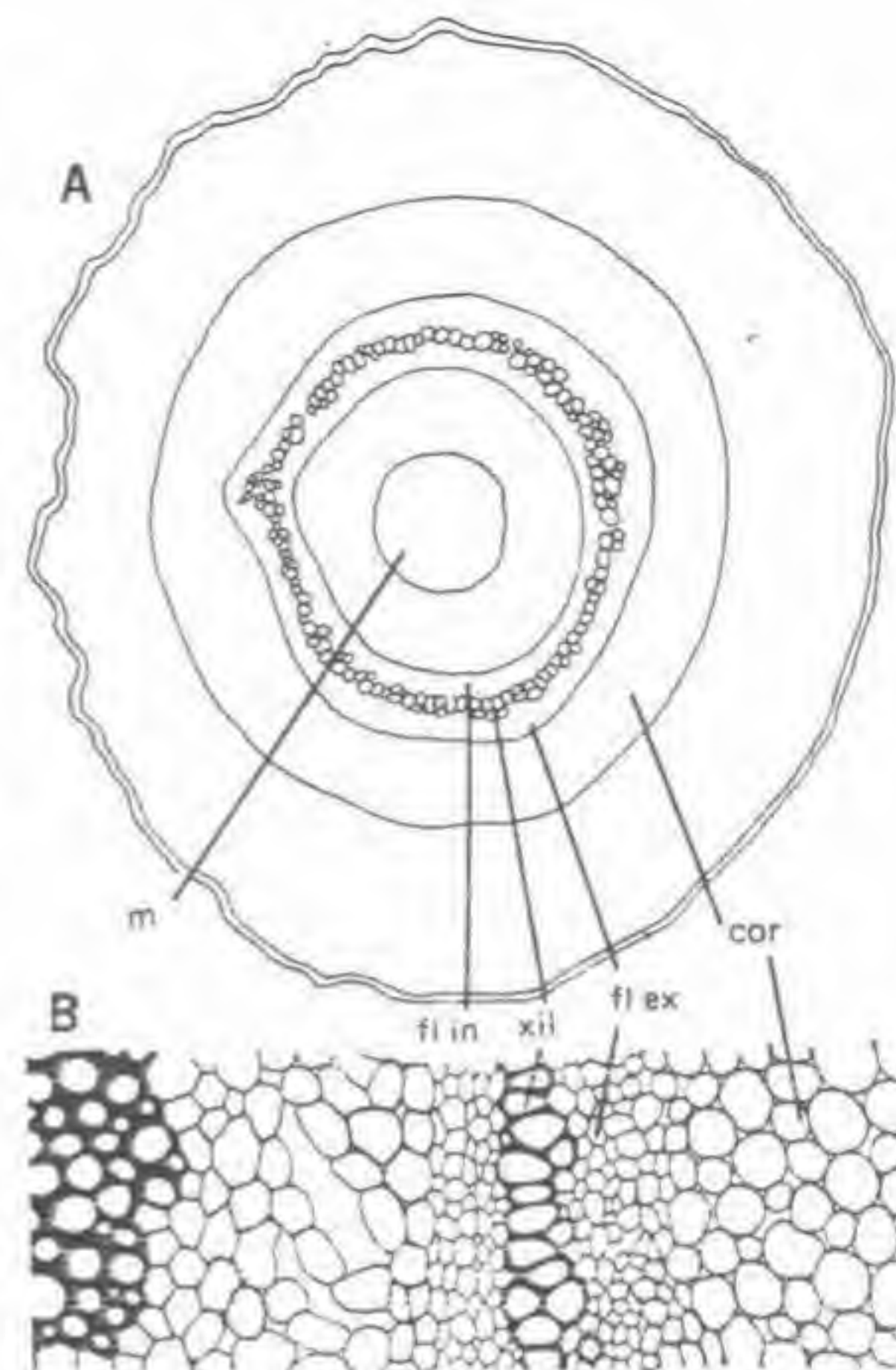


FIGURA 21-48 *Dicksonia*: Sección transversal del tallo de *Dicksonia*, con la sifonostela anfifloica, córtex y epidermis, x 25; B, una parte de la estela de A, x 50. *fl ex*, floema externo; *cor*, córtex; *fl in* floema interno; *m* medula; *xil*, xilema.

especies corresponden a helechos arborescentes, ya sea con troncos cortos y rechonchos, ya con rizomas prostrados con estructura de tronco (fig. 21-47, 48 A). La parte superior del tronco está caracterizada por un grueso revestimiento de pelos, que han sido usados por diversos isleños del Pacífico como material de relleno en tapicería. En la mayoría de los casos las frondes son grandes, muy recortadas y tripinnadas; las pinnulas presentan una nerviación abierta y dicotómica (fig. 21-49 A, B). Los soros son claramente marginales, y normalmente están situados en los ápices de los nervios.

Los esporangios están recubiertos por dos expansiones indusiales —una de ellas adaxial y la otra abaxial, al igual que en las Himenofiláceas. Los esporangios presentan un desarrollo gradual sobre el receptáculo y tienen un anillo oblicuo constituido por una sola fila de células. Las esporas son triangulares y trirrasmadas, con frecuencia

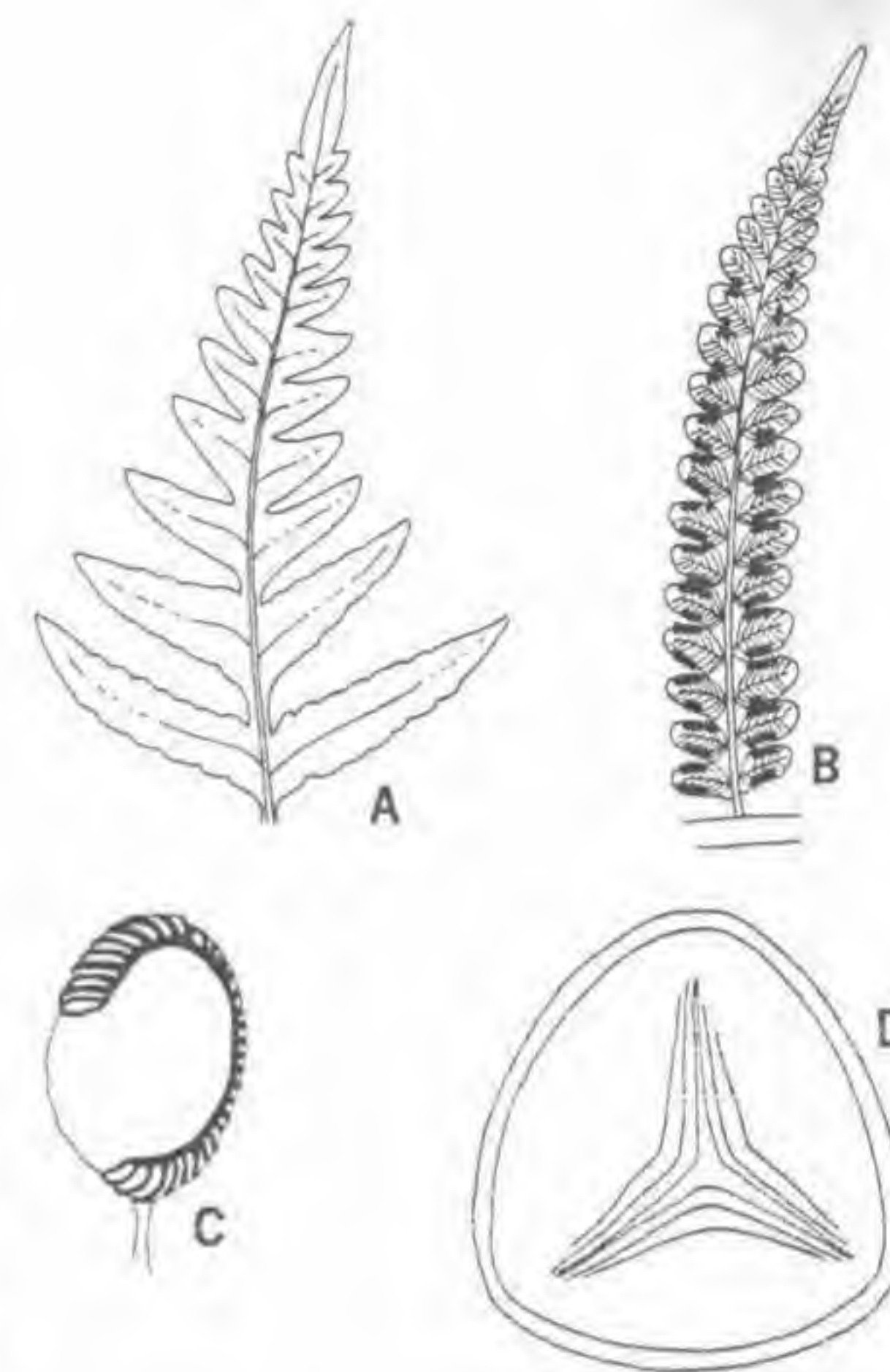


FIGURA 21-49 Dicksoniáceas: A, parte de una fronde de *Cibotium*, x 0,5; B, fronde fértil de *Cibotium*, con los esporangios situados hacia el margen de las pinnulas, x 0,5; C, esporangio de *Cibotium*, con un anillo vertical y oblicuo, x 130; D, una espóra de *Cibotium* con la cicatriz trirrasmada flanqueada por costillas engrosadas, x 1000.

de pared gruesa, con una ornamentación que puede ser de finamente granulosa hasta verrucosa (fig. 21-49 D). Las esporas germinan para formar protalos típicos, en forma de corazón, con una escotadura prominente, una zona en almohadilla y alas. Las esporas tienen un crecimiento y una maduración relativamente lentos.

Los órganos sexuales son del tipo filicino general. Los anteridios son globulosos, con una cubierta de cinco células (incluyendo la célula apical), y producen muchos espermatozoides. El arquegonio tiene un cuello largo y curvado que sale muy por encima del protalo, normalmente con dos núcleos del canal del cuello. El desarrollo del embrión no está bien conocido, pero al parecer pertenece al tipo filicino.

Por su tipo evolutivo general y por sus principales características estructurales, las dicksoniáceas

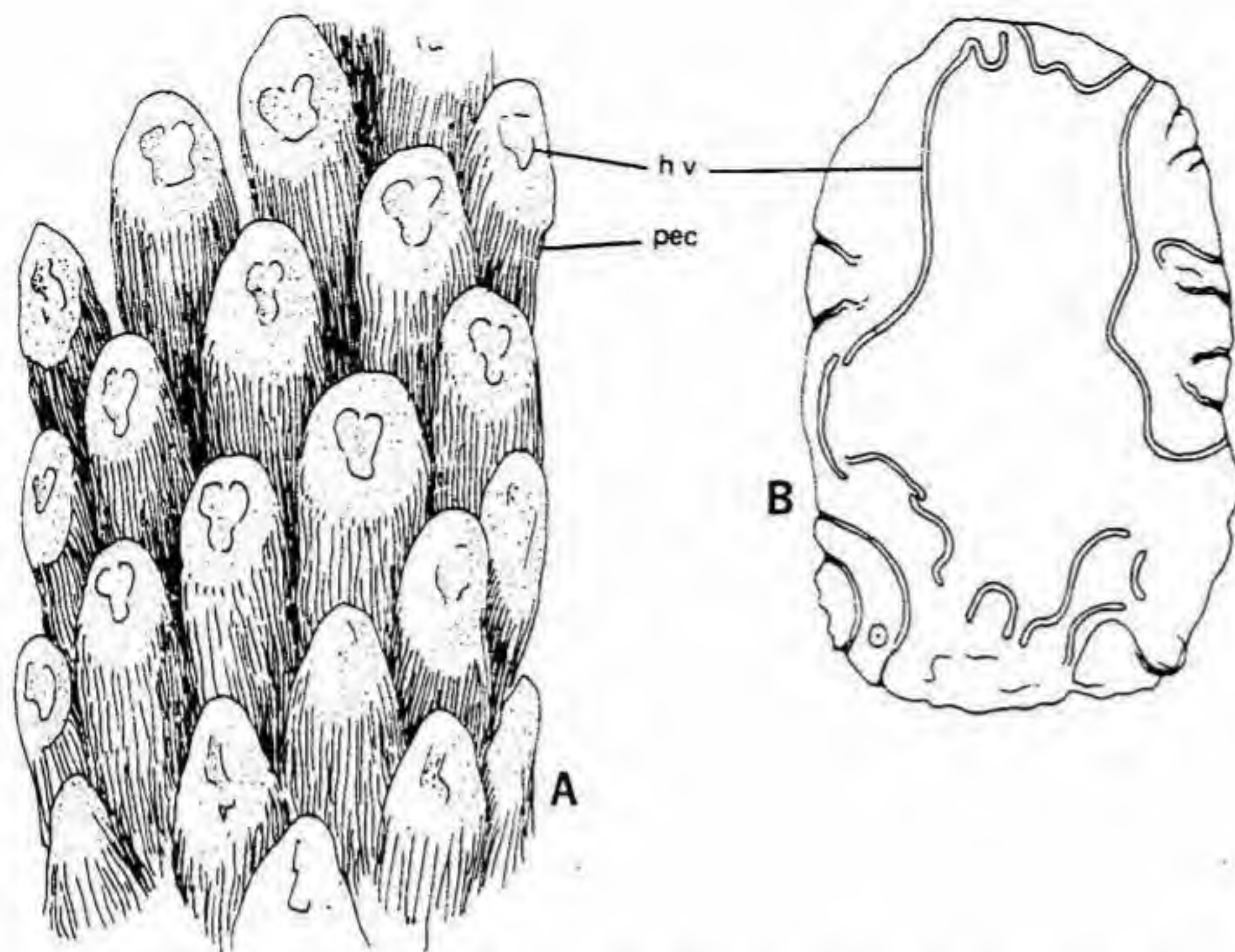


FIGURA 21-50 *Protopteris*: A, parte del tallo con las bases de los pecíolos (pec) en las que se encuentran cicatrices de los haces vasculares (hv), x 0,3; B, esquema del tejido vascular en un corte fino del tallo, x 4. (A, según Corda; B, según Seward, con permiso de la Cambridge University Press.)

ceas ocupan una posición paralela a las ciateáceas. Las principales diferencias estriban en la posesión de esporangios abaxiales y de escamas sobre los troncos y frondes por parte de las ciateáceas, que se describen a continuación. Sin embargo, por sus soros marginales y terminales, las dicksoniáceas son marcadamente distintas de las ciateáceas, y toda relación entre ellas debe ser muy lejana. Las pruebas de que se dispone en la actualidad parecen indicar que existe una derivación de las dicksoniáceas a partir de antecesores provistos de esporangios marginales. Pero si este grupo antecesor lo fue también de las ciateáceas no se sabe en la actualidad.

Familia ciateáceas. Esta familia comprende un solo género actual, *Cyathea*, con unas 700 especies ampliamente distribuidas por la zona intertropical y extendidas en ocasiones hasta la subtropical. Los hábitats propios son las montañas elevadas y húmedas. Como ocurre en las dicksoniáceas, la mayoría de las especies son helechos arborescentes, en algunos casos con alturas de hasta unos 15 m.

La historia de las ciateáceas se extiende desde el Jurásico hasta la actualidad. Sin embargo, los restos fósiles son relativamente escasos, lo

cual parece indicar que esta familia no fue nunca muy abundante desde el Jurásico. Uno de los mejores ejemplos es *Protopteris*, un tallo petrificado de helecho arborescente encontrado en el Cretácico inferior (fig. 21-50). El tallo está sembrado de bases persistentes de las hojas dispuestas en espiral y en filas apretadas. Internamente, es una sifonostela con intersticios foliares. Los rastros foliares tienen sección en herradura, con la parte abierta dirigida hacia abajo. La estructura es muy parecida a la de algunas especies actuales de *Cyathea*.

En el Jurásico, Terciario y Pleistoceno, y en horizontes del Jurásico y Cretácico de varios países del hemisferio Norte se han encontrado esporas relacionadas con las ciateáceas.

Cyathea, el único género actual de helechos arborescentes, está ampliamente distribuido por el hemisferio meridional, hasta Nueva Zelanda por el Sur, y hasta América Central y la región Indo-Malaya por el Norte. En África es relativamente raro.

Normalmente, el tallo es macizo y rechoncho; en los ejemplares más viejos existe un grueso revestimiento de raíces adventicias negras entrecruzadas que constituye el principal órgano de

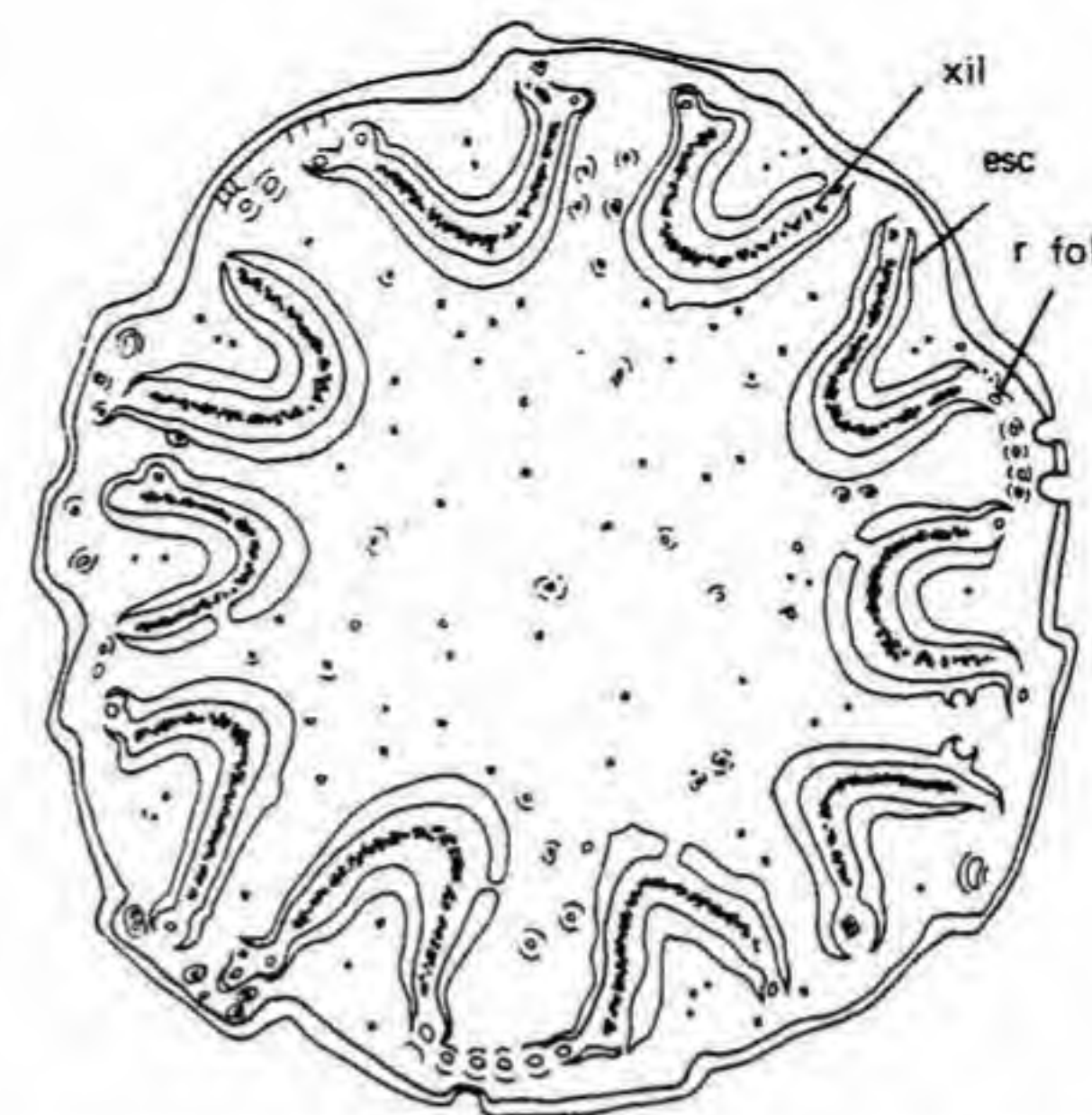


FIGURA 21-51 Corte transversal de un tallo de *Cyathea* mostrando las meristelas en forma de V y numerosos rastros foliares (r fol), x 0,5. esc, esclerénquima, xil, xilema. (Según Ogura.)

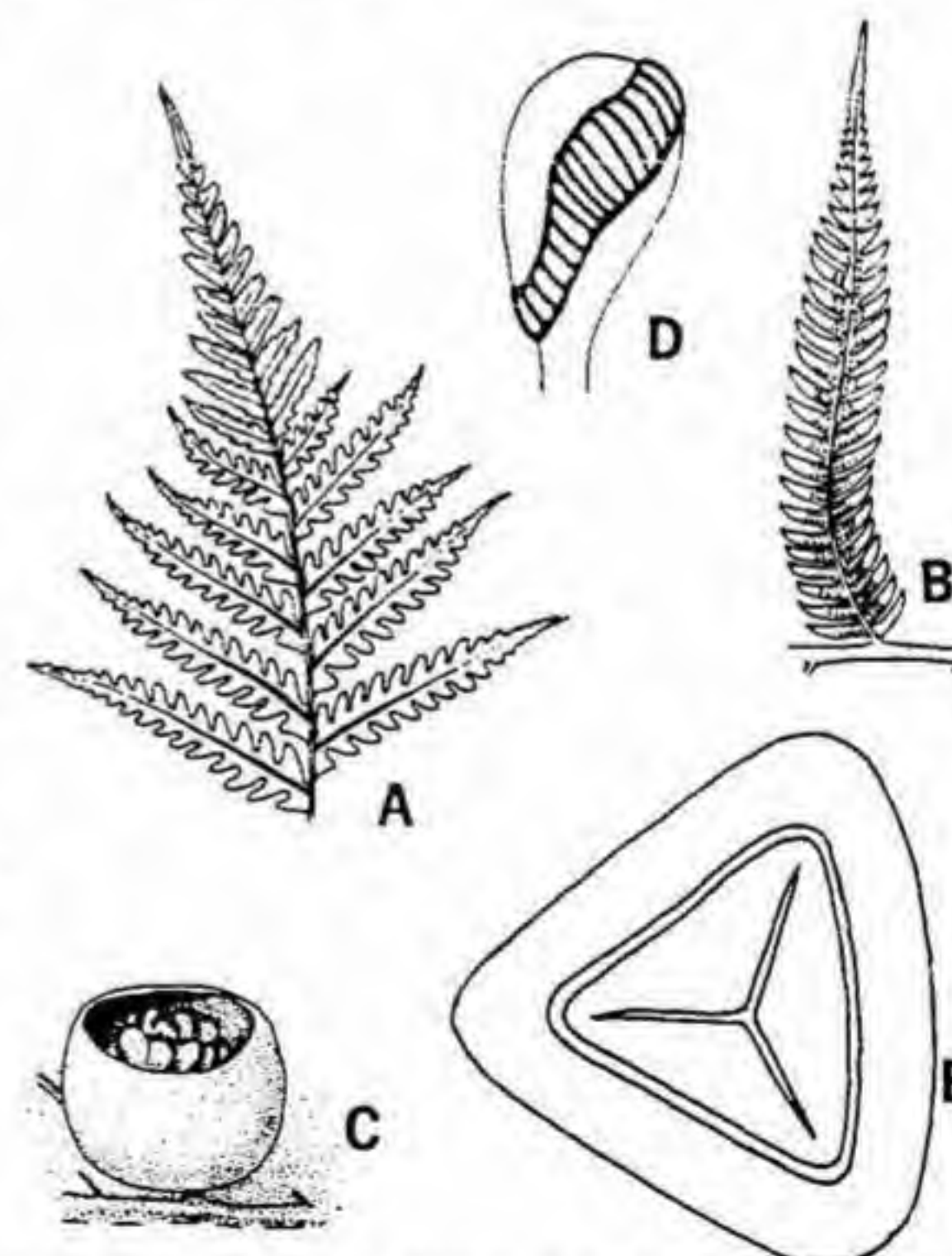


FIGURA 21-52 *Cyathea*: A, parte de la fronde mostrando la disposición de las pinnas y de las pínulas, x 0,5; B, una pinna fértil con dos filas de esporangios sobre las pínulas, x 0,5; C, un soro provisto de indusio en forma de copa, x 8; D, esporangio con un anillo oblicuo, x 120; E, una espore, mostrando la cicatriz tri-rasgada y la región engrosada delimitada por la línea doble, x 500.

fijación y de soporte para el tallo (fig. 21-1 B). La mayoría de los tallos tienen forma de cono invertido (obcónicos), se van ensanchando durante un trecho, en dirección al ápice, pero gradualmente van adquiriendo un grosor constante. El cilindro vascular puede ser desde una sifonostela ligeramente disecada hasta una dictiostela verdadera (fig. 21-51). En especies provistas de dictiostela, cada meristela tiene forma de V, con los dos brazos dirigidos hacia la parte externa del tallo. Cada meristela está rodeada por un periciclo y una endodermis. Los cordones del xilema que se encuentran en la medula y en el córtex de muchas especies se interpretan en el sentido de que representan estelas internas reducidas, como las de los tallos de *Matonia*. Los rastros foliares están formados por varios cordones de xilema y de floema que parten de distintos intersticios foliares y de los haces centrales de la medula. Normalmente el córtex es delgado y con frecuencia presenta bandas de esclerénquima bien desarrolladas.

Las frondes son de ordinario anchas y bipinnadas, con pecíolos bien desarrollados (fig. 21-52 A, B). Las pínulas son largas, provistas de un nervio central bien diferenciado y de nervios laterales dispuestos en forma pinnada, que con frecuencia son ramificados y siempre abiertos. Una característica típica de *Cyathea* es la abundancia de escamas, que cubren el ápice del tallo y la base de los pecíolos.

Los soros, claramente abaxiales, tienen con frecuencia una forma en copa; están dispuestos en dos filas, una a cada lado del nervio medio. Suelen existir indusios, pero pueden faltar en algunas especies en las cuales la protección corre a cargo de pelos originados por el receptáculo. Los esporangios son pedunculados y están fijos a un receptáculo elevado. El anillo, oblicuo, forma una línea continua alrededor de la pared del esporangio. El desarrollo de los esporangios es gradual. Cada esporangio produce de ordinario 64 esporas. Estas son todas trirrasmadas, de forma circular o triangular, y su ornamentación puede ser lisa o ligeramente granulosa (fig. 21-52 E). Su tamaño varía de 30 a 70 micras.

Los protalos son cordiformes con rizoides entrecruzados y gametangios situados en la cara inferior. Los anteridios, globulosos, tienen de ordinario una pared constituida por cinco células, de las cuales la externa actúa como célula-casquete. Los arquegonios tienen el cuello largo y más o menos curvado, con uno o varios núcleos del canal del cuello recubriendo una célula del canal

TABLA 21-2

SUBFAMILIAS Y GENEROS MAS IMPORTANTES
DE LAS DENNSTAEDTIACEAS

Subfamilias	Géneros
Dennstaedtiaceas	<i>Dennstaedtia</i> o <i>Microlepia</i>
Lindsayaceas	<i>Lindsaya</i>
Davalliaceas	<i>Davallia</i>
Oleandriaceas	<i>Nephrolepis</i>
Pteridiaceas	<i>Pteridium</i>
Aspleniaceas	<i>Asplenium</i>
Blechnaceas	<i>Blechnum</i>
Lomariopsidiaceas	<i>Elaphoglossum</i>
Driopteridoaceas	<i>Dryopteris</i>
Tectariaceas	<i>Ctenitis</i>
Atiriaceas	<i>Athyrium</i>

ventral. El desarrollo de nuevos esporófitos por apogamia se ha citado con frecuencia en *Cyathea*; normalmente, se forman proliferaciones esporofíticas sobre una de las células de los primordios del cuello de los arquegonios en desarrollo.

La relación filogenética más íntima de las ciateáceas parece ser la que existe con las gleicheniáceas que se basa principalmente en los parecidos entre los soros y entre los esporangios. En ambas familias los soros están situados sobre las venas en la superficie abaxial y los esporangios tienen anillos oblicuos. La evolución de las ciateáceas tuvo probablemente lugar en una época situada entre el origen de los primeros helechos gleicheniáceos en el Carbonífero superior y la primera aparición de los fósiles de las ciateáceas en el Jurásico inferior. Por lo menos un investigador apunta que en el género *Cyathea* se está realizando todavía una evolución muy activa.

Familia dennstaedtiáceas. Esta familia, que fue descrita por primera vez por Holttum, comprende 11 subfamilias de estructura reconocidamente diversa, muchas de las cuales se clasificaron anteriormente dentro de las polipodiáceas. La justificación de lo que puede parecer una agrupación artificial se basa en que todos los helechos de la subfamilia parecen estar relacionados con un tipo primitivo, el género *Dennstaedtia*. Algunos géneros de cada subfamilia parecen estar más íntimamente relacionados con *Dennstaedtia* que los demás.

El mayor problema que surge en la clasificación de las filicales se centra en este complejo de subfamilias de las dennstaedtiáceas. La clasificación está en una fase de continuo cambio, sin que se encuentren dos investigadores que estén de acuerdo. Por ejemplo Pichi-Sermoli han eleva-

do muchas de las subfamilias de Holttum a la categoría de orden o de familia y han distribuido los géneros en un total de 44 familias. Copeland, en otro tratado muy conocido, ha establecido varias familias no admitidas por Holttum y estudia algunas de las subfamilias que Holttum incluía en las dennstaedtiáceas dándoles la categoría de familias. Hasta ahora, es imposible decir cuál es el sistema más natural y por ello más deseable; habríamos podido justificar la elección de cualquiera de estos sistemas.

Las subfamilias de dennstaedtiáceas, junto con los géneros correspondientes que tienen una distribución geográfica más extensa, aparecen en la lista de la tabla 21-2. Hay que destacar que los géneros incluidos en esta lista no han sido seleccionados como característicos de cada subfamilia. Esto habría sido imposible en la mayoría de los casos, puesto que los géneros que se incluyen en cada subfamilia varían tan ampliamente en sus características que no se puede tomar ninguno de ellos como típico o representativo.

Los párrafos siguientes esbozan algunas de las características principales de la familia, subrayando las tendencias en las características estructurales. Para una información más completa sobre las subfamilias y los géneros cabe referirse a los trabajos de Holttum incluidos en la bibliografía.

Dennstaedtia se considera como el género más primitivo; sus características se toman como el dato con el cual se relacionan las modificaciones de las subfamilias. El tallo de *Dennstaedtia* y de los géneros con él relacionados es un rizoma rastrero cubierto de pelos. La mayoría de las otras subfamilias tienen rizomas rastreros o trepadores, con tallos erectos y columnares; todos los tipos de tallo están provistos de escamas. El sistema vascular varía desde una protostela hasta una sifonostela o una dictiostela; algunas especies tienen una disposición policíclica. El número de rastros foliares varía de uno a varios y normalmente es característico del género. Como en otros helechos, la endodermis circunda un periciclo; en algunas dictiostelas la endodermis se encuentra rodeando cada haz vascular (p. ej. en *Pteridium*).

Las frondes son muy variables: ramificadas y finamente divididas en *Dennstaedtia* y en algunos otros géneros, pero reducidas a un limbo simple en otros. Las pinnulas y la nerviación son igualmente variables; las formas enteramente reducidas provistas de nerviación reticulada han derivado posiblemente de los tipos lobulados provistos de nerviación abierta. Algunos ejemplos de pinnulas

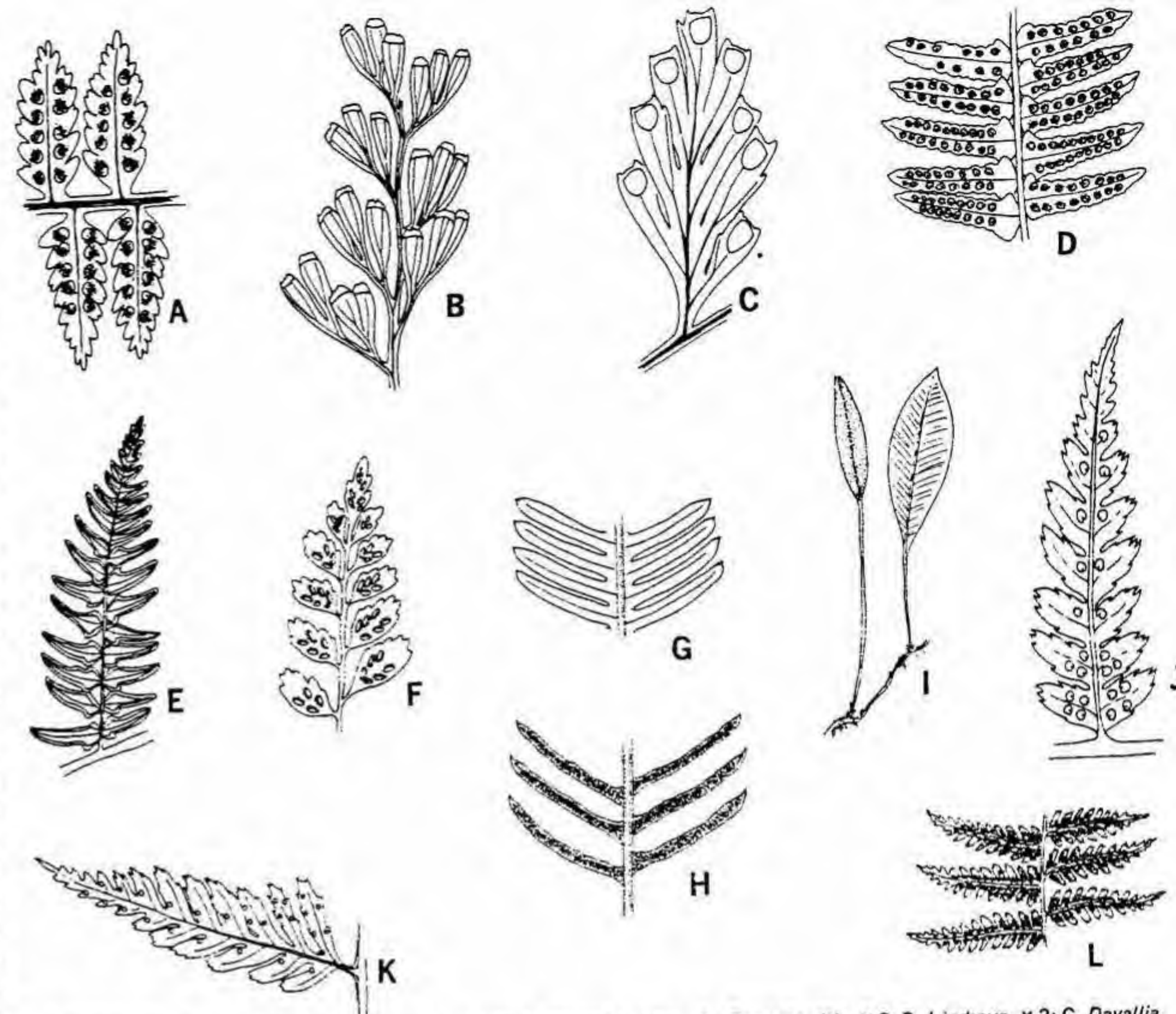


FIGURA 21-53 Pinnas de diversos géneros de Dennstaedtiáceas: A, *Dennstaedtia*, x 3; B, *Lindsaya*, x 2; C, *Davallia*, x 4; D, *Nephrolepis*, x 0,5; E, *Pteridium*, x 0,5; F, *Asplenium*, x 1; G, H, *Blechnum* (G, estéril; H, fértil), x 1; I, *Elaphoglossum*, x 0,5; J, *Dryopteris*, x 1; K, *Ctenitis*, x 4; L, *Athyrium*, x 0,5.

con su nerviación y soros pueden verse en la figura 21-53.

Dennstaedtia tiene soros marginales situados en el extremo de las venas y cubiertos con indusios de expansiones abaxiales o adaxiales que forman una copa. De acuerdo con Holttum, los soros de las diversas familias presentan una divergencia en tres tipos principales (fig. 21-54):

1. **Soros de fusión.** Estos han evolucionado al parecer por fusión lateral de soros individuales del tipo *Dennstaedtia*; forman una línea en el margen del limbo o cerca de él. En diversas especies del género *Lindsaya* se encuentra una serie completa de fases que ponen de manifiesto esta fusión.

2. **Soros circulares.** Estos soros más o menos

redondeados están situados sobre los extremos de los nervios o justo detrás de los extremos, con varias formas de indusios o algunas veces sin indusios. Entre las diversas subfamilias encontramos ejemplos diversos de este tipo (por ejemplo, en los géneros *Nephrolepis*, *Asplenium*, *Dryopteris*, y otros).

3. **Soros alargados.** Estos se dividen en tres subtipos, según sea la posición y el origen del soro y de los nervios: a lo largo de uno de los lados del nervio, como en *Asplenium*, y partiendo de un soro redondeado; a lo largo de uno o de los dos lados del nervio, como en *Athyrium*, y también originándose a partir de un soro redondeado; o a lo largo de nervios fusionados íntimamente con el nervio medio, como en *Blechnum*,

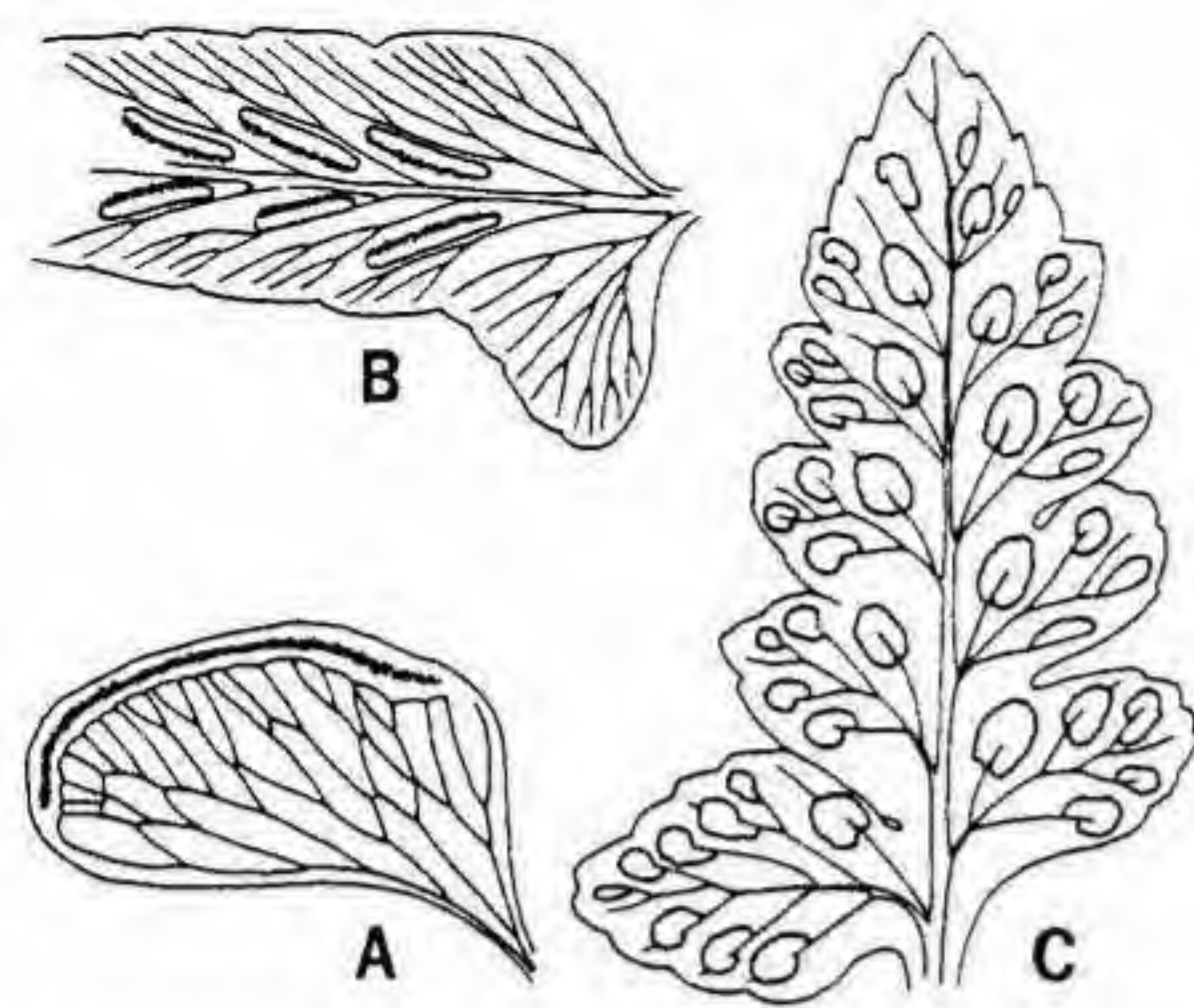


FIGURA 21-54 Tres tipos de soros de las Dennstaedtiáceas: A, soros de fusión, x 1; B, soros alargados, x 1; C, soros circulares, x 1. (Según Holttum, con permiso del Government Printing Office, Singapur.)

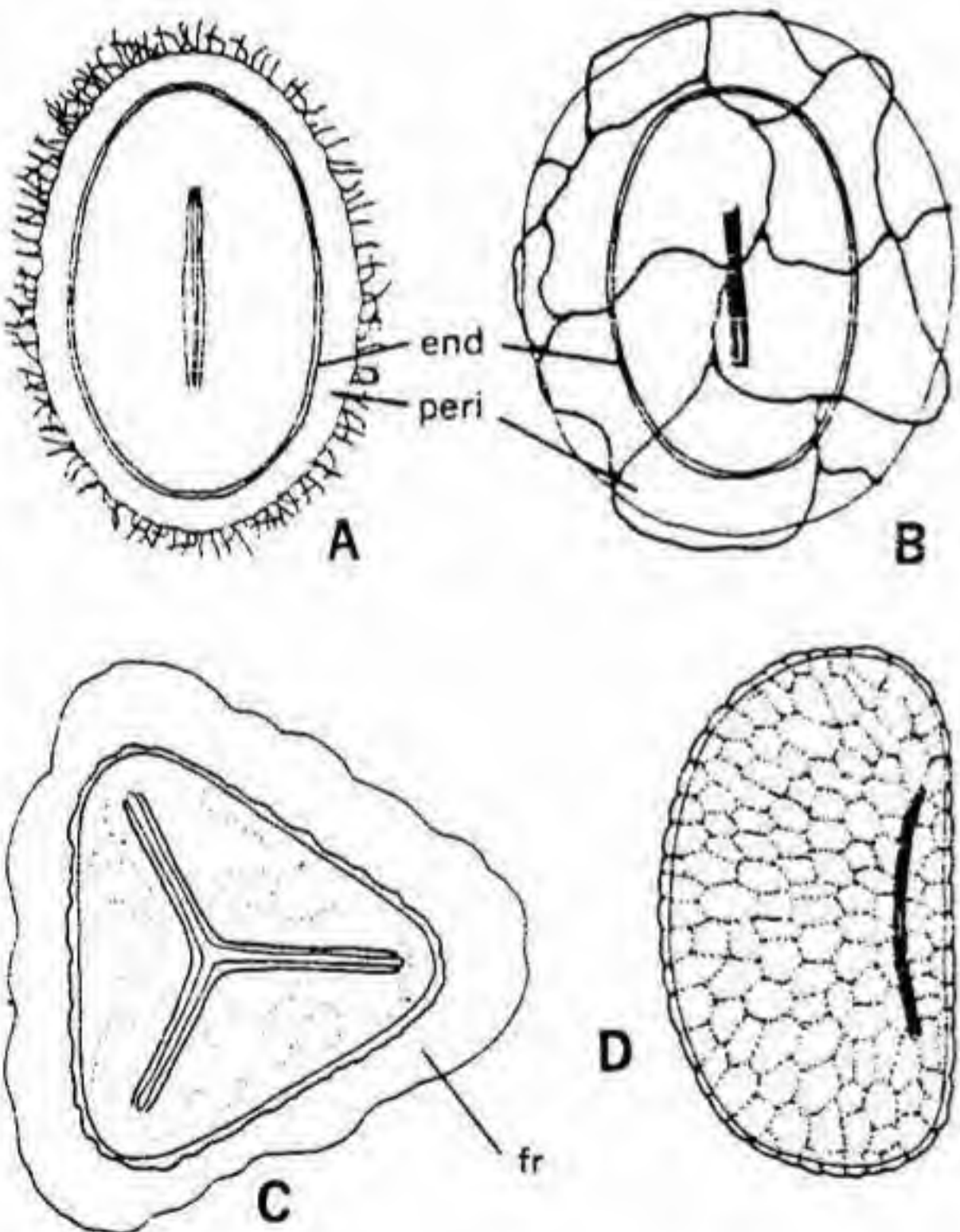


FIGURA 21-55 Cuatro tipos de esporas de las Dennstaedtiáceas: A, *Elaphoglossum*, con un grueso perisporio (peri) piloso que rodea el endosporio (end), x 1000; B, *Asplenium*, también con un endosporio y un perisporio diferenciados, x 1000; C, *Pteris*, de espóra trirradiada, con una franja externa (fr) sobre la pared, x 1000; D, *Davallia*, con verrugas hexagonales que confieren a la pared de la espóra un aspecto de empedrado, x 1000.

TABLA 21-3
CARACTERES PRIMITIVOS Y EVOLUCIONADOS
DE LAS FILICALES*

	PRIMITIVO	DERIVADO
tallo	rizomas delgados y reptantes, con dos filas de frondes sobre la superficie superior; protostélico; cubierto de pelos	tronco erecto y columniforme; dictiostela policíclica; escamas en vez de pelos
frondes	grandes y muy ramificadas; ramificación dicotómica; nerviación abierta y dicotómica	pequeñas y no ramificadas; ramificación pinnada; nerviación cerrada y reticulada
soros	simples	graduales, con tendencia a mezclados
esporangios	terminales o marginales; grandes y de pared gruesa; pedúnculo robusto; anillo constituido por grupos de células no especializadas; gran número de esporas	superficiales sobre la superficie abaxial; pequeños y de pared delgada; pedúnculo fino; anillo formado por una sola fila de células; crecimiento y maduración rápidos
gametófitos	grandes; talo aplastado dorsiventralmente y gruesa zona en almohadilla; crecimiento y maduración lentos	pequeños; delicados y sin zona en almohadilla; no ramificados; crecimiento y maduración rápidos
anteridios	grandes; más de cuatro células en la pared; varios centenares de espermatozoides	pequeños; de una a cuatro células en la pared; pequeño número de espermatozoides
arquegonios	cuello largo y recto con varias o muchas células del cuello	cuello corto e incurvado, con un pequeño número de células del cuello

*Compilado de Bower, Eames, Holttum y Sporne.

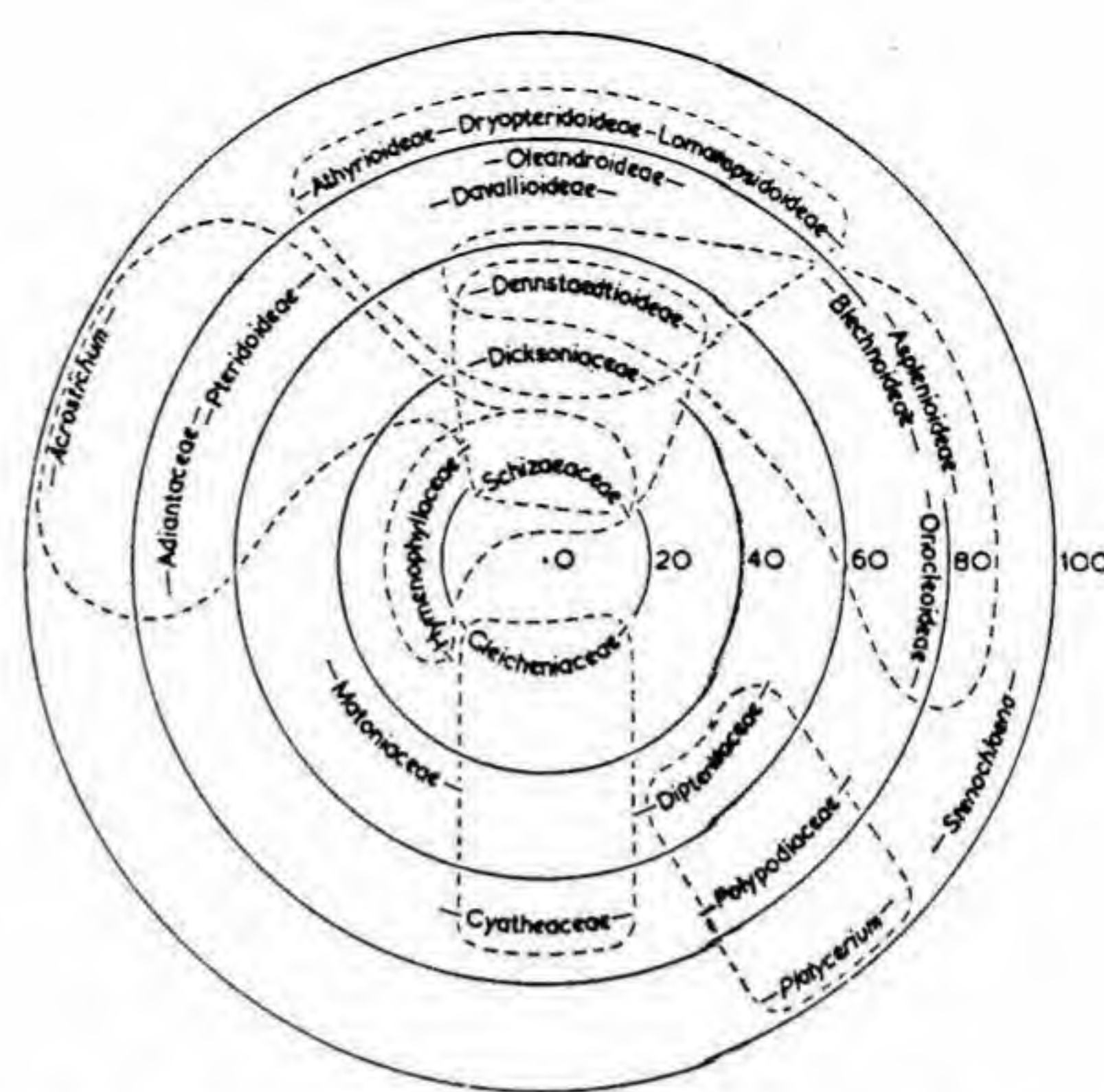


FIGURA 21-56 Clasificación de las Filicales en la que las familias están agrupadas por líneas de trazos de acuerdo con sus supuestas relaciones filogenéticas. Los números traducen los sucesivos grados de evolución relativa expresados en tanto por ciento. (Según Sporne, con permiso de Hutchinson & Co., Ltd.)

y posiblemente procedentes de un soro redondeado, como en *Asplenium*.

Las esporas de estas subfamilias presentan también una gran variedad de características (fig. 21-55). Son frecuentes tanto formas monorrasgadas como trirradiadas, algunas veces incluso dentro del mismo género, como ocurre en *Lindsaya*. Algunas esporas tienen un perisporio bien desarrollado en forma de cubierta suplementaria que recubre la pared de la espóra. La ornamentación varía desde lisa hasta fuertemente baculada o groseramente verrucosa. En general, la morfología de las esporas está de acuerdo con la clasificación basada en otras características estructurales, pero se conocen algunas discrepancias.

Los primeros fósiles asignables a esta familia pertenecen al período Jurásico inferior y han sido relacionados con un helecho actual, *Davallia*. En el Cretácico inferior, se encuentran con mucha frecuencia improntas de hojas de varios géneros que atestiguan el incremento de la abundancia de especies de esta familia durante esta época. Durante el Cretácico superior y el Terciario inferior, muchos de los géneros modernos estaban ya

ampliamente distribuidos, algunos viviendo en latitudes muy nórdicas, hasta Groenlandia, islas Spitzberg y Siberia. Como ocurre en los helechos de otras familias, el enfriamiento general de los climas que causó el avance de los hielos en el Pleistoceno se refleja en la limitación de muchos géneros a regiones tropicales y subtropicales. Actualmente, las subfamilias de este grupo son especialmente abundantes y extendidas por el hemisferio meridional, con relativamente pocos géneros que alcancen los climas templados y fríos del hemisferio septentrional.

Con este grupo tan diverso de helechos y la falta general de documentos fósiles, es muy difícil determinar las interrelaciones filogenéticas de este grupo con un margen mínimo de confianza. Holttum supone que *Dennstaedtia* derivó de las dicksoniáceas, basándose en el parecido existente en estructuras como los soros marginales con expansiones indusiales, los esporangios graduales y el anillo oblicuo. A partir de *Dennstaedtia* y de géneros con él relacionados, hace derivar cuatro líneas principales de desarrollo que conducen a las demás subfamilias. Este es un buen ejemplo

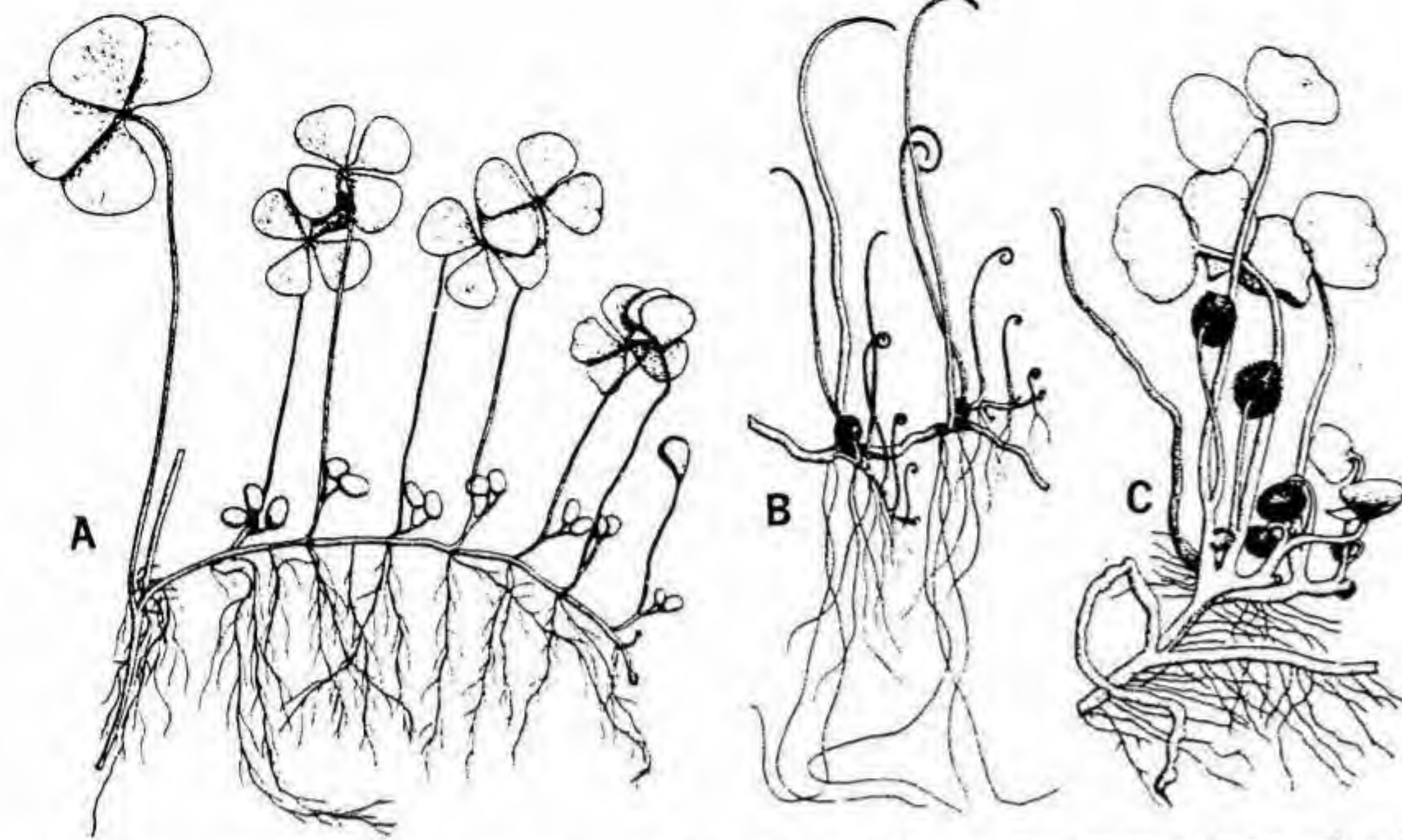


FIGURA 21-57 Marsileales: A, aspecto general de una planta de *Marsilea*, mostrando el rizoma, raíces, hojas y esporocarpos, X 1; B, aspecto de *Pilularia* mostrando las hojas enrolladas en espiral, los esporocarpos y las raíces, X 1; C, aspecto de *Regnellidium*, X 1. (A, según Eames; B, según Meunier en Eames; C, según Lindman en Eames, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

de serie de clasificación fenética basada en el carácter primitivo o evolucionado de las características de las plantas actuales.

Existe buena evidencia de que por lo menos algunas de las subfamilias de las dennstaedtiáceas están todavía en evolución. En conjunto, esta familia parece relativamente joven, y es probable que realice todavía un gran desarrollo evolutivo.

FILOGENIA DE LAS FILICALES. En las descripciones de las diversas familias de las filicales, se han hecho diversas referencias a los representantes fósiles. Gracias a un registro fósil bastante bueno, conseguimos datar el origen, y en algunos casos podemos seguir el desarrollo evolutivo de la mayoría de las familias. Además, podemos reconocer características auténticamente primitivas en miembros fósiles antiguos. Aplicando los criterios de primitivismo a las familias en las cuales existe poco o ningún registro fósil, nos es posible trazar una clasificación filogenética para todas las familias, como la de la figura 21-56. En ella, las familias más primitivas se hallan en el centro, y las más avanzadas se encuentran en distintos puntos de la escala del 0 al 100. Las líneas de trazos delimitan áreas de afinidad en las cuales las familias o subfamilias están con la mayor probabilidad íntimamente relacionadas. Este diagrama no

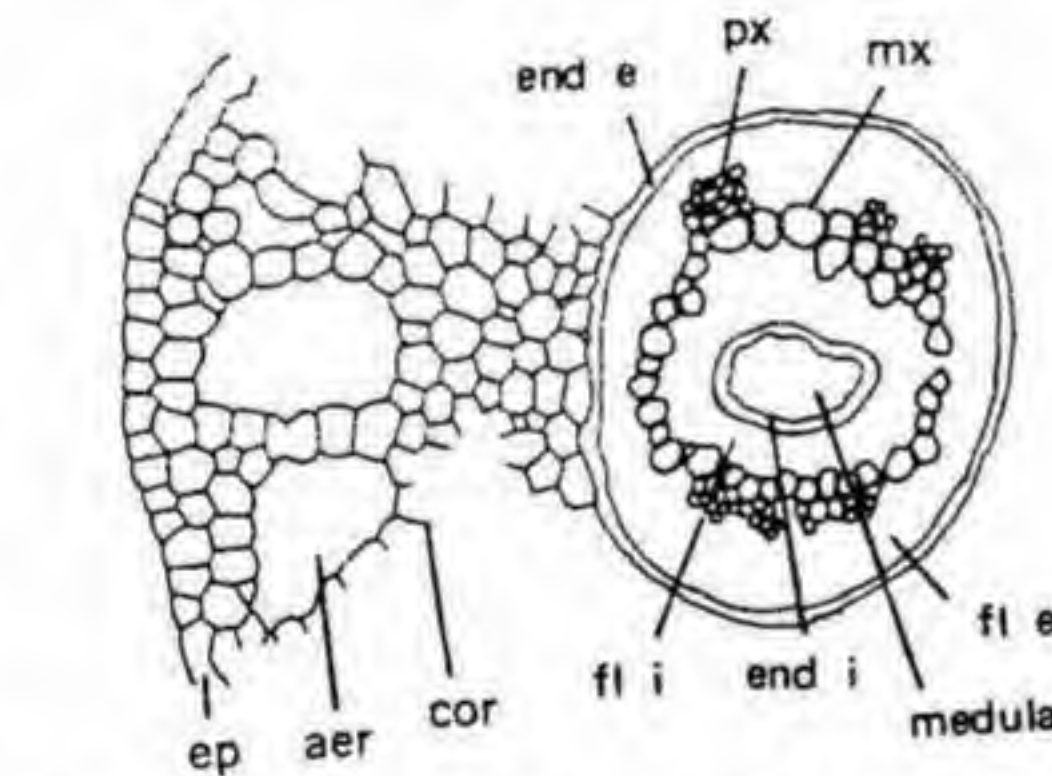


FIGURA 21-58 Corte transversal de un tallo de *Marsilea*, mostrando la estela y el córtex con aerénquima, X 100. aer, aerénquima con grandes cavidades; cor, córtex; ep, epidermis; end i, endodermis interna; fl i, floema interno; mx, metaxilema; end e, endodermis externa; fl e, floema externo; px, protoxilema. (Según Smith, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

comprende los antecesores fósiles de los grupos; hacer esto requeriría introducir una tercera dimensión en la construcción del diagrama (fig. 28-1).

Algunas de las características primitivas y evolucionadas que se emplean para determinar la filogenia de los helechos aparecen en la tabla 21-3. Las características que suelen usarse para la

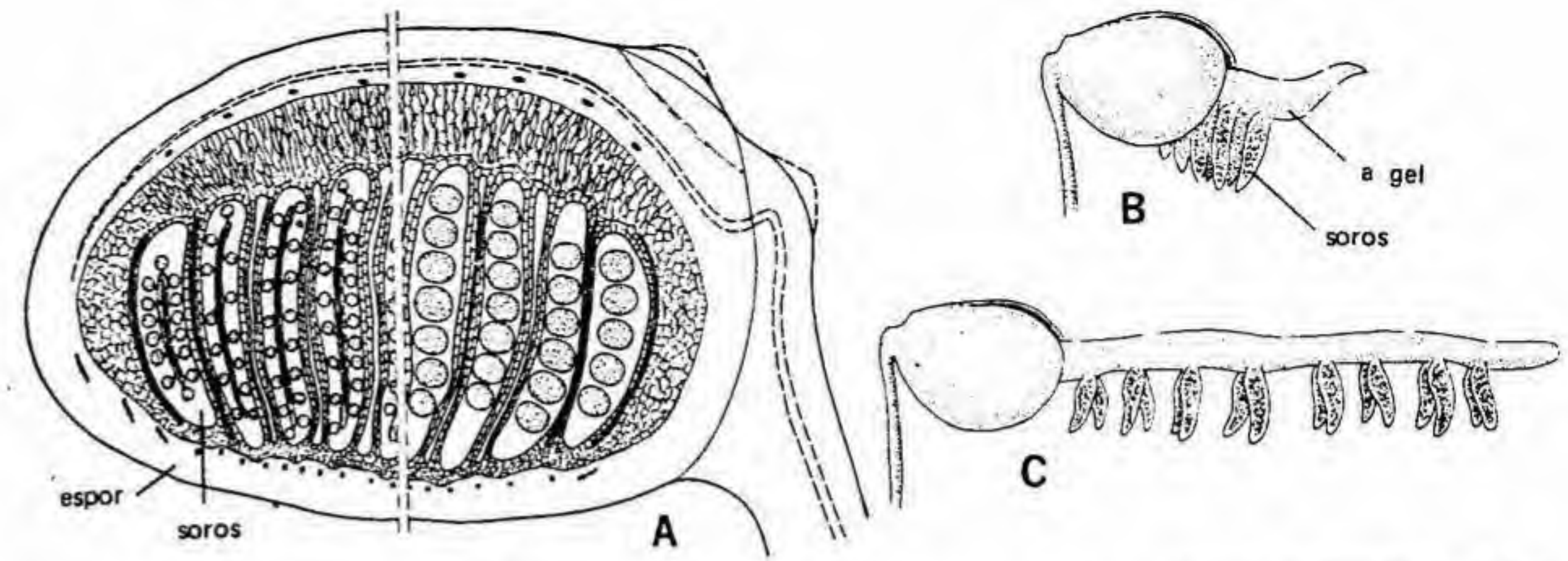


FIGURA 21-59 Esporocarpo de *Marsilea*: A, dos cortes verticales de esporocarpo (espor), mostrando soros que contienen microsporangios a la izquierda y soros con megasporangios a la derecha, X 15; B, anillo gelatinoso con los soros extendidos fuera del esporocarpo endido, X 4; C, anillo gelatinoso (a gel) completamente extendido y esporangios dispuestos para la dehiscencia, X 4. (Según Eames, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

clasificación son las de los soros y las de los esporangios, pero los otros criterios se usan con frecuencia para corroborar el resultado de los primeros.

ORDEN MARSILEALES. Hasta hace poco las plantas de este orden acostumbraban a reunirse con las salviniales en un solo orden, el de las hidropteridales. Esta clasificación corriente estaba basada sobre la heterosporia y el hecho de que estas plantas son normalmente acuáticas. Sin embargo, las diferencias estructurales entre los géneros son suficientemente grandes para autorizar la escisión del complejo en por lo menos dos órdenes.

Los tres géneros de las marsileales son *Pilularia*, *Regnellidium*, y *Marsilea*. Los últimos dos géneros están más íntimamente relacionados, y con frecuencia se sitúan en una familia separada, la de las marsileáceas. La historia de este orden es escasa. La única información de que disponemos procede del descubrimiento de esporas idénticas a las de *Pilularia* en rocas del Jurásico de Nueva Zelanda. Sin embargo, los restos vegetativos son delicados, y es posible que los otros dos géneros tengan una historia fósil no descubierta todavía.

Morfología. Los tres géneros son pequeños y tienen rizomas rastreros y ramificados (fig. 21-57). De su superficie inferior parten raíces adventicias, normalmente arrancando de los nudos. Las hojas están implantadas sobre la superficie superior, en algunos casos en dos filas. Las de *Marsilea* y de *Regnellidium* tienen folíolos lobula-

dos, mientras que las de *Pilularia* carecen de limbo. Los nervios de *Marsilea* se anastomosan para formar un retículo; los de *Regnellidium* son finamente dicotómicos. Cuando las plantas son acuáticas los folíolos flotan sobre la superficie del agua; en los ejemplares terrestres son erectos o más o menos extendidos.

Los rizomas de todas las especies tienen disposición anfifloica en el tejido vascular (fig. 21-58). El xilema es exarca o mesarca, con traqueidas escalariiformes. Los intersitios foliares son grandes, con rastros foliares sencillos que penetran en los peciolos. Normalmente se encuentra una endodermis externa y otra interna, aunque *Pilularia* carece con frecuencia de la capa interna. El córtex contiene cavidades aeríferas dentro del parénquima; este tipo de tejido, denominado aerénquima, es muy frecuente en las plantas acuáticas. Seguramente interviene en los intercambios de gases y en dar a los órganos sumergidos de las plantas la flotabilidad necesaria.

Esporangios. Los esporangios de las marsileales están sostenidos por una estructura especial denominada esporocarpo (fig. 21-59). Es éste un receptáculo duro, en forma de semilla, que puede ser redondeado o reniforme. Normalmente se interpreta como derivado de una hoja fértil pinnada que ha quedado plegada hacia el interior y después soldada a lo largo de los bordes. Los esporocarpos están implantados en las axilas de las hojas o directamente sobre los peciolos.

En el interior del esporocarpo, los esporangios de *Marsilea* se encuentran sobre receptáculos

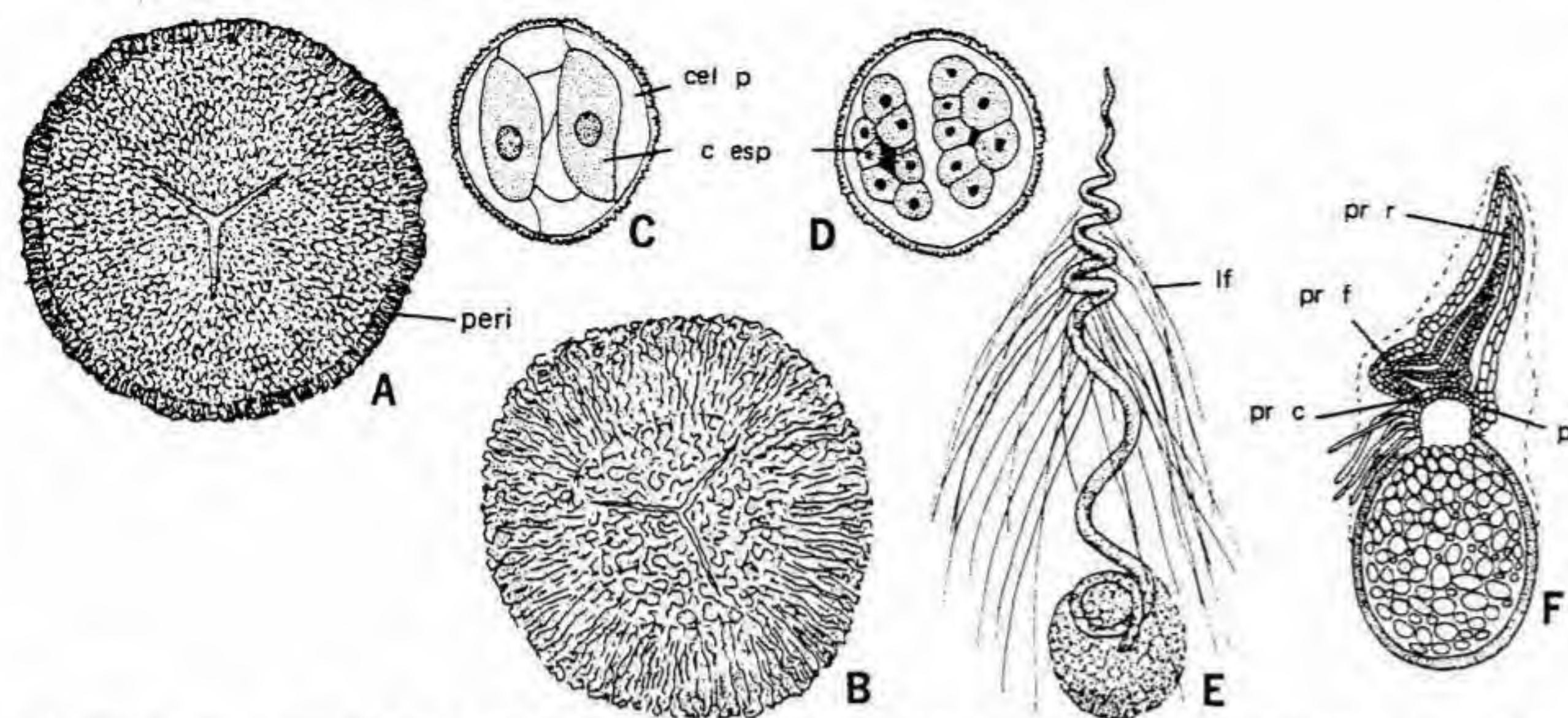


FIGURA 21-60 Marsíleales: A, micróspora de *Marsilea*, mostrando el perisporio (*peri*), X 1000; B, micróspora de *Pilularia*, mostrando la cicatriz trirrasgada y la pared esporal externa finamente plegada, X 1000; C, D, dos fases del desarrollo de la célula del gametófito masculino en el interior de la micróspora (*c esp*, células espermatógenas; *cel p*, células de la pared), X 355; E, un espermatozoide de *Marsilea*, mostrando su cuerpo celular arrollado en espiral y los largos flagelos (*lf*), X 1200; F, embrión saliendo fuera del arquegonio de la megáspora, con su primordio caulinar (*pr c*), primordio foliar (*pr f*), primordio radical (*pr r*) y pie (*p*), X 30. (C-E, según Sharp, con permiso de *Botanical Gazette*; F, según Sachs.)

encerrados en soros. Los soros están dispuestos en dos filas laterales sobre las paredes internas (fig. 21-59 A). Cada uno de los soros es elíptico, está cubierto por un indusio y tiene un receptáculo alargado con un único rastro vascular. El receptáculo presenta macrosporangios a lo largo de la costilla apical y microsporangios hacia la base. La disposición que se encuentra en *Pilularia* y en *Regnellidium* es básicamente la misma que en *Marsilea*.

Cuando está inmerso en agua, el esporocarpo se abre en dos valvas y los soros son expulsados de una forma realmente única (fig. 21-59 B, C). Un anillo gelatinoso que se encuentra en el interior del esporocarpo se hincha y emerge por la hendidura de la pared, arrastrando los soros al exterior. El indusio de cada soro se disgrega pronto y las esporas se dispersan directamente o germinan dentro del soro.

Tanto los macrosporangios como los microsporangios producen 32 o 64 esporas, pero todas ellas degeneran con la excepción de una. Las micrósporas tienen aproximadamente 50 micras de diámetro, son trirrasgadas, y en *Pilularia* están revestidas por un perisporio (fig. 21-60 A). Las macrósporas tienen varios centenares de micras de diámetro, son trirrasgadas y normalmente elipsoidales (fig. 21-60 B). En *Marsilea*, la marca trirrasgada de las macrósporas está elevada encima de una papila, y la capa celular externa se gelifica

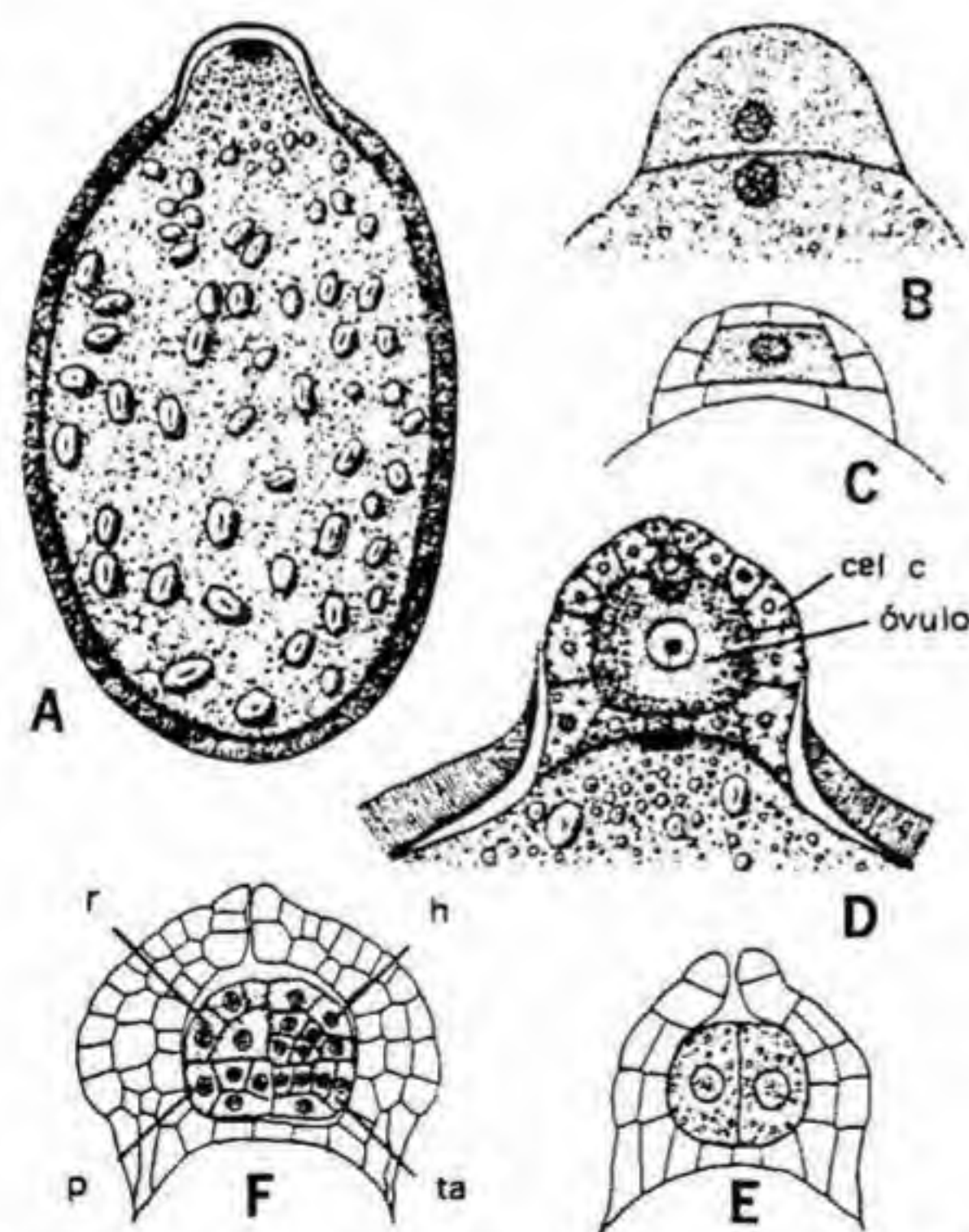


FIGURA 21-61 Gametófito femenino y embrión de *Marsilea*: A, megáspora con un primordio anteridial en el ápice, X 35; B-D, fases del desarrollo del arquegonio, con las células del cuello (*cel c*) y el óvulo en D, X 180; E, F, dos fases iniciales del desarrollo embrionario, donde pueden situarse los primordios de la raíz (*r*), hoja (*h*), tallo (*ta*) y el pie (*p*). (Según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

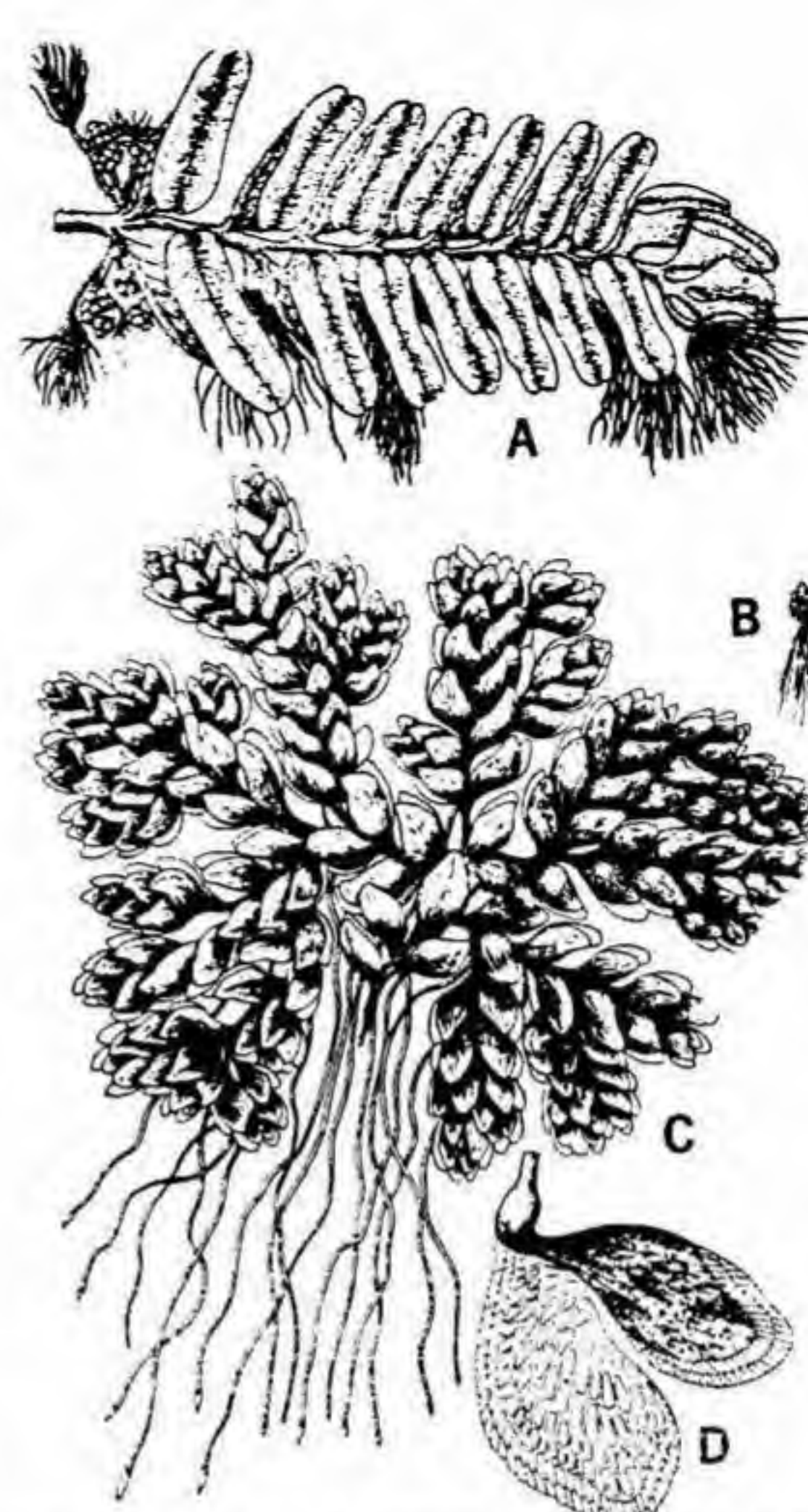


FIGURA 21-62 Aspecto general de las raíces, hojas y esporocarpo: A, de *Salvinia*, X 10; B-D, de *Azolla*; B, C, X 10; D, esporocarpo, X 25. (Según Martius, en Eames, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

cuando se humedece. Si las condiciones del medio son adecuadas, ambos tipos de esporas germinan casi inmediatamente después de ser liberadas.

El gametófito masculino, constituido por nueve células, se desarrolla en el interior de la pared de la micróspora (fig. 21-60 C, D). Al llegar a la madurez, está constituido por una sola célula protaliana, seis células de revestimiento y dos células espermatógenas centrales. Las células espermatógenas se dividen para formar 16 espermatozoides, que salen por un desgarrón de la pared de la micróspora. El espermatozoide está arrollado en espiral apretada y posee flagelos posteriores (fig. 21-60 E).

También el gametófito femenino se desarrolla endospóricamente, y la primera división se realiza inmediatamente debajo de la marca trirrasgada. Al llegar a la madurez el gametófito está

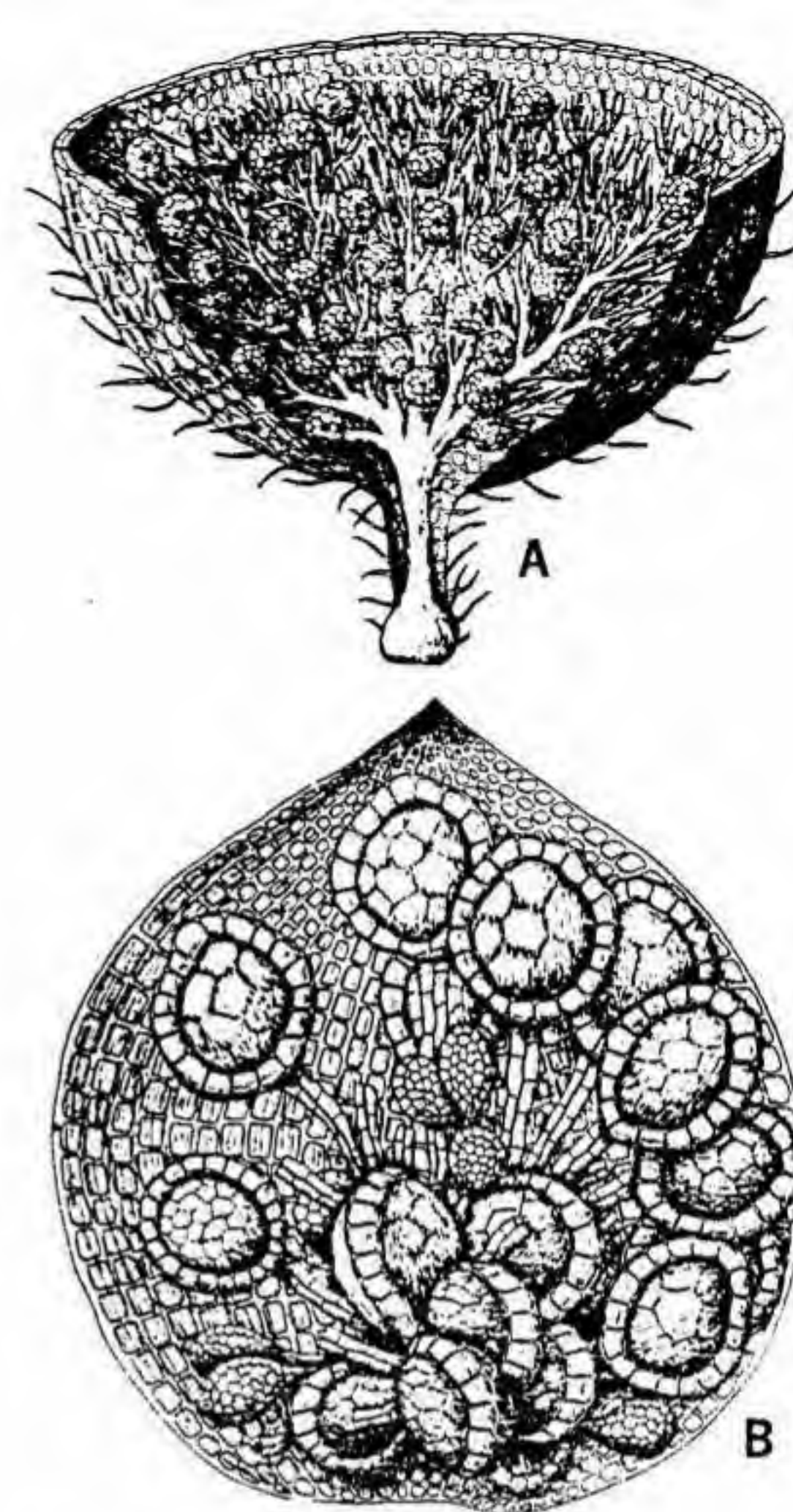


FIGURA 21-63 Esporocarpos de las Salviniales: A, *Salvinia*, X 80; B, *Azolla*, X 100. (Según Martius, en Eames, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

constituido por un arquegonio sencillo, unas pocas células de revestimiento en el ápice, y una sola célula basal llena de materiales alimenticios de reserva (fig. 21-61 A). Al llegar a la madurez, el arquegonio y una cantidad limitada de tejido del gametófito salen al exterior por una papila. El arquegonio está situado en posición privilegiada para recibir el espermatozoide, que queda atrapado en el revestimiento gelatinoso. Después de la fecundación, el cigoto se divide muy rápidamente para formar cuatro partes, cada una de las cuales se diferencia en un órgano distinto. Las dos exteriores originan la hoja y la raíz, las dos interiores, el tallo y el pie. Las células del gametófito continúan revistiendo el embrión joven durante un cierto tiempo antes de disgregarse (fig. 21-60 F).

Filogenia. Varios especialistas opinan que las

marsileales están relacionadas con las filicales, particularmente las de las familias esquisetáceas, himenofiláceas y ciatáceas. Esto se basa en parecidos estructurales, especialmente en los esporangios, hojas, pelos epidérmicos y anatomía. Sin embargo, no hay especies que establezcan el paso entre las marsileales y ningún otro grupo y, por ello, las interrelaciones enunciadas, si es que son reales, deben de ser lejanas. Aunque las esporas de *Pilularia* del Jurásico de Nueva Zelanda nos hablan de una historia que se remonta por lo menos al Mesozoico, un conocimiento claro de la filogenia debe esperar futuros descubrimientos de fósiles.

ORDEN SALVINIALES. Los helechos de este orden son pequeños y acuáticos, y se encuentran libremente flotantes en estanques y lagos de agua dulce. Se conocen solamente dos géneros: *Azolla*, con unas cinco especies, y *Salvinia* con trece (fig. 21-62 A, B). Ambos son heterósporos y tienen los esporangios encerrados en esporocarpos. Las especies de estos géneros se diferencian marcadamente por los detalles estructurales, y de ordinario se clasifican en dos familias separadas.

La historia de las salviniales es relativamente reciente. *Salvinia* se ha citado del Cretácico superior, y *Azolla* se ha encontrado en abundancia en rocas terciarias de algunas localidades de América del Norte, Europa y Asia.

Morfología. Las plantas de estos dos géneros tienen tallos ramificados muy delicados que descansan en posición plana sobre el agua. En *Salvinia*, las hojas se disponen en verticilos de tres, dos de ellas dispuestas lateralmente, la tercera sumergida y escindida en filamentos parecidos a pelos. Esos filamentos son pluricelulares y rígidos, y al parecer funcionan como raíces. En *Azolla*, las hojas son espatuladas y están dispuestas en forma alterna, en dos filas. Cada una de las hojas está dividida en dos lóbulos. El superior es fotosintetizador, posee estomas, y se mantiene en contacto con el aire. El lóbulo inferior es incoloro y probablemente actúa absorbiendo agua. *Azolla* se diferencia de *Salvinia* por poseer raíces verdaderas que penetran en el agua partiendo de los nudos de las ramas. Además de captar sustancias nutritivas, las raíces ayudan también probablemente a mantener la orientación de la planta en el agua en movimiento.

A diferencia de los de las marsileales, los esporocarpos de *Azolla* y de *Salvinia* representan un soro único, y la pared del esporocarpo es un indusio modificado. Normalmente los dos géneros

producen macrosporangios y microsporangios en esporocarpos pertenecientes a la misma planta. Los esporocarpos de *Azolla* se encuentran unidos a la primera hoja de una rama lateral (fig. 21-63 B). Los microsporangios que producen son grandes y redondeados, mientras que los que tienen un solo macrosporangio son pequeños y ligeramente alargados. En ambos esporocarpos los esporangios originan receptáculos alargados. Aunque tanto los micro como los macrosporangios empiezan a diferenciarse sobre cada receptáculo, uno de los tipos suele abortar, con lo cual los esporangios maduros son de una sola clase.

Los esporangios de *Azolla* originan una estructura peculiar denominada periplasmodio. Se trata de una masa multinucleada y mucilaginosa que se origina a partir del tapete de la pared del esporangio. En los macrosporangios, el periplasmodio se separa en cuatro sectores denominados másulas. Una de ellas rodea la única macróspora funcional, mientras que las otras tres se sitúan como un casquete en lo alto. La macróspora germina formando un pequeño protalo prominente que contiene de uno a varios arquegonios. El periplasmodio del microsporangio se escinde también en un número variable de másulas. Cada una de ellas tiene micrósporas incluídas cerca del borde externo, que son trirragadas y tienen de 15 a 25 micras de diámetro. En algunas especies, cada másula termina en filamentos rematados por ganchitos. Estos se enredan fácilmente con las másulas de las megásporas, facilitando así la fecundación. El gametófito masculino se desarrolla en un anteridio único que acaba produciendo ocho espermatozoides.

Los esporocarpos de *Salvinia* son parecidos a los de *Azolla*, con la excepción de que lugar de una sola macróspora se desarrollan muchas, y que en el microsporangio se produce una sola másula (fig. 21-63 A). El macrogametófito se desarrolla principalmente en el interior de la macróspora, aunque sale ligeramente al exterior y pone a varios arquegonios en contacto con el medio para ser fecundados.

Filogenia. Las interrelaciones entre las salviniales y los demás helechos son completamente desconocidas, y este orden se considera en general como un grupo especializado entre los helechos. Algunos investigadores han sugerido la posibilidad de que exista una relación filogenética con las himenofiláceas, basándose en supuestas similitudes en la estructura de los esporangios. Sin embargo, este nexo parece ser muy tenue y, si existe alguna relación en este sentido, es muy

remota. Si el primer resto fósil de los representantes de este grupo, hallado en el Cretácico inferior, está correctamente interpretado, es posi-

ble que los dos géneros de Salviniales pueden corresponder a antecesores, reducidos y especializados, de algunas filicales del Mesozoico.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrews, H. N., Jr., "Evolutionary Trends in Early Vascular Plants". *Cold Spring Harbor Symposia*, 24: 217-234 (1960).
 — *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 59-128.
 Bower, F. O., *The Ferns*. Vols. 1-3. Londres: Cambridge University Press (1923, 1926, 1928).
 Copeland, E. B., *Genera Filicum*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co. (1947).
 Delevoryas, T., *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston, Inc. (1962). Págs. 67-94.
 Eames, A. J., *Morphology of Vascular Plants*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1936). Págs. 117-304.
 Erdtman, G., *Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co. (1957).
 Evans, A. M., "Ameiotic Alternation of Generations: A New Life Cycle in the Ferns". *Science*, 143: 261-263 (1964).
 Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 240-319.
 Harris, W. F., "A Manual of the Spores of New Zealand Pteridophyta". *New Zealand Dept. Sci. Ind. Res., Bull.* 116 (1955).
 Holttum, R. E., "A Revised Classification of Leptosporangiate Ferns". *J. Linn. Soc. (Bot.) London*, 53: 123-158 (1947).
 — *Flora of Malaya*. Vol. 2: *Ferns of Malaya*. Singapore: Government Printing Office (1954).
 Leclercq, S. y Banks, H. P., "*Pseudosporochnus nodosus* sp. nov., a Middle Devonian Plant with Cladoxylalean Affinities". *Palaeontographica* 110 (B): 2-31 (1962).
 Näf, U., "Antheridium Formation in Ferns—A Model for the Study of Developmental Change". *J. Linn. Soc. (Bot.) London*, 58: 321-332 (1963).
 Pichi-Sermoli, R. E. G., "The Higher Taxa of the Pteridophyta and Their Classification". *Uppsala Univ. Årsskr.*, 6: 70-90 (1958).
 Seward, A. C., "The Past and Present Distribution of Certain Ferns". *J. Linn. Soc. (Bot.) London*, 46: 219-240 (1922).
 Sporne, K. R., *The Morphology of Pteridophytes*. Londres: Hutchinson & Co. (Publishers) Ltd. (1962). Págs. 114-174.
 Verdoorn, F. (Ed.), *Manual of Pteridology*. La Haya: Martinus Nijhoff (1938).
 Wagner, W. H., Jr., "Irregular Morphological Development in Hybrid Ferns". *Phytomorphology*, 12: 87-100 (1962).
 — y Sharp, A. J., "A Remarkably Reduced Vascular Plant in the United States." *Science*, 142: 1483-1484 (1963).
 White, R. A., "Tracheary Elements of the Ferns, I". *Am. J. Bot.*, 50: 447-454 (1963).
 — "Tracheary Elements of the Ferns, II". *Am. J. Bot.*, 50: 514-522 (1963).

DIVISIÓN PTERIDOSPERMÓFITOS

Las plantas de esta división se conocen solamente en forma fósil. Se encuentran desde el principio del Carbonífero hasta el Cretácico, y parecen haber alcanzado su máximo número y su mayor diversidad estructural a finales del Carbonífero.

Las *pteridospermas* o helechos con semillas, como se les ha llamado con frecuencia, se caracterizan por sus frondes con aspecto de helecho, que presentan órganos productores tanto de semillas como de polen. Las semillas presentan similitudes estructurales con las de los cicadófitos modernos, mientras que muchos de los órganos formadores de polen son sinangios formados por esporangios desprovistos de anillo. Entre otras características cabe contar el xilema secundario provisto de poros areolados sobre la pared radial, un córtex prominente constituido por filamentos fibrosos, y grandes cicatrices foliares que comprenden de uno a varios filamentos vasculares. Algunas de las pteridospermas eran arbóreas, mientras otras eran, según parece, plantas más pequeñas, más o menos decumbentes.

Antes de 1903 se creía que muchas de las frondes que aparecían en las rocas del Carbonífero correspondían a helechos verdaderos, y el Carbonífero se ha denominado en general la "Edad de los Helechos". En 1903, se pudo demostrar que una semilla pertenecía a la misma planta que un género provisto de frondes como las de los helechos. De aquí partió la idea del grupo de las pteridospermas. A partir de aquel momento se descubrieron muchas semillas y órganos productores de polen unidos a frondes y se tiene actualmente una idea bastante buena acerca de las pteridospermas. Sin embargo, no hay duda de que nuevos descubrimientos fósiles reforzarán aún más nuestro conocimiento.

Las pteridospermas se clasifican normalmente en cinco familias. Dos de ellas están limitadas al Paleozoico y las otras tres se encuentran en el Mesozoico. Aunque todas las familias se consideran en general como verdaderas pteridospermas, presentan una gran diversidad estructural, y sus exactas interrelaciones filogenéticas no son bien conocidas.

PTERIDOSPERMAS DEL PALEOZOICO

Familia *Lyginopteridáceas* Esta familia del Carbonífero comprende una especie clásica, *Lyginopteris oldhamia*, la primera planta en la que se puso de manifiesto que poseía a la vez frondes del tipo de los helechos y semillas (fig. 22-1). El tallo, que alcanza un diámetro de unos 3 cm, contiene una medula central rodeada por haces mesarcas de xilema y de floema (fig. 22-2, 3). El xilema secundario y el floema forman un estrecho cilindro por fuera del haz primario. El xilema secundario posee amplias traqueidas con poros areolados y numerosos radios. Por fuera del floema secundario existe un córtex parenquimático interno, y un córtex externo formado por células fibrosas anastomosadas, entre las cuales se encuentran células parenquimáticas. La superficie externa de los tallos más pequeños está recubierta por glándulas pedunculadas de cabeza globulosa. A partir de células del córtex interno parece haberse diferenciado, en los tallos más desarrollados, una peridermis.

Las hojas de *Lyginopteris* superan el medio metro de longitud y tienen aspecto de fronde de helecho con ramificación pinnada. Las pinnulas tienen varios lóbulos y están constreñidas en la base. Las semillas de *Lyginopteris* se encuentran en la parte apical de las frondes (fig. 22-4 A). Cada semilla, de forma ovoide y de aproximadamente 5 mm de longitud, está formada por un gametófito interno encerrado por la pared del esporangio, la nucela. Esta está a su vez rodeada por un integumento simple, que deja una estrecha abertura, el micrópilo, situado en la parte apical de la semilla. En esta zona, la nucela se proyecta hacia el exterior formando un pico que penetra en una cavidad en forma de botella, la cámara polínica, que se encuentra entre el pico y la parte superior arqueada del integumento. Se ha hecho la conjetura de que los granos de polen que se encuentran en la cámara polínica producían espermatozoides que fecundaban directa-



FIGURA 22-1 Reconstrucción de una parte de *Lyginopteris oldhamia*, mostrando raíces, tronco y frondes, x 0,5. (Según Emberger, con permiso de Masson et Cie.)

mente el óvulo en el interior del arquegonio, al igual que en los cicadófitos actuales. La totalidad de las semillas está encerrada en una cúpula, constituida por segmentos provistos de glándulas globulosas, que recubría completamente la semilla al llegar ésta a la madurez. Estas glándulas, idénticas a las de los tallos y de los pecíolos de las frondes, constituyen una prueba importante que nos permite relacionar fragmentos aislados de semillas, de hojas y de tallos.

Aunque los órganos formadores de polen no se han encontrado nunca unidos a *Lyginopteris*, se considera que son parecidos a los denominados *Crossothea* (fig. 22-4 B). Los órganos formadores de polen de *Crossothea* están formados por un eje central con ramas laterales rematadas por apéndices ligeramente aplanados. Los esporangios cuelgan del margen de la superficie inferior de cada apéndice. En por lo menos una especie, las esporas son trirringeadas, de pared lisa y miden de 43 a 58 micras.

Otros tallos, hojas y semillas hallados en rocas del Carbonífero son muy parecidos a *Lyginopteris* y se clasifican dentro de la misma familia.

Familia *medulosáceas* Es esta otra familia de

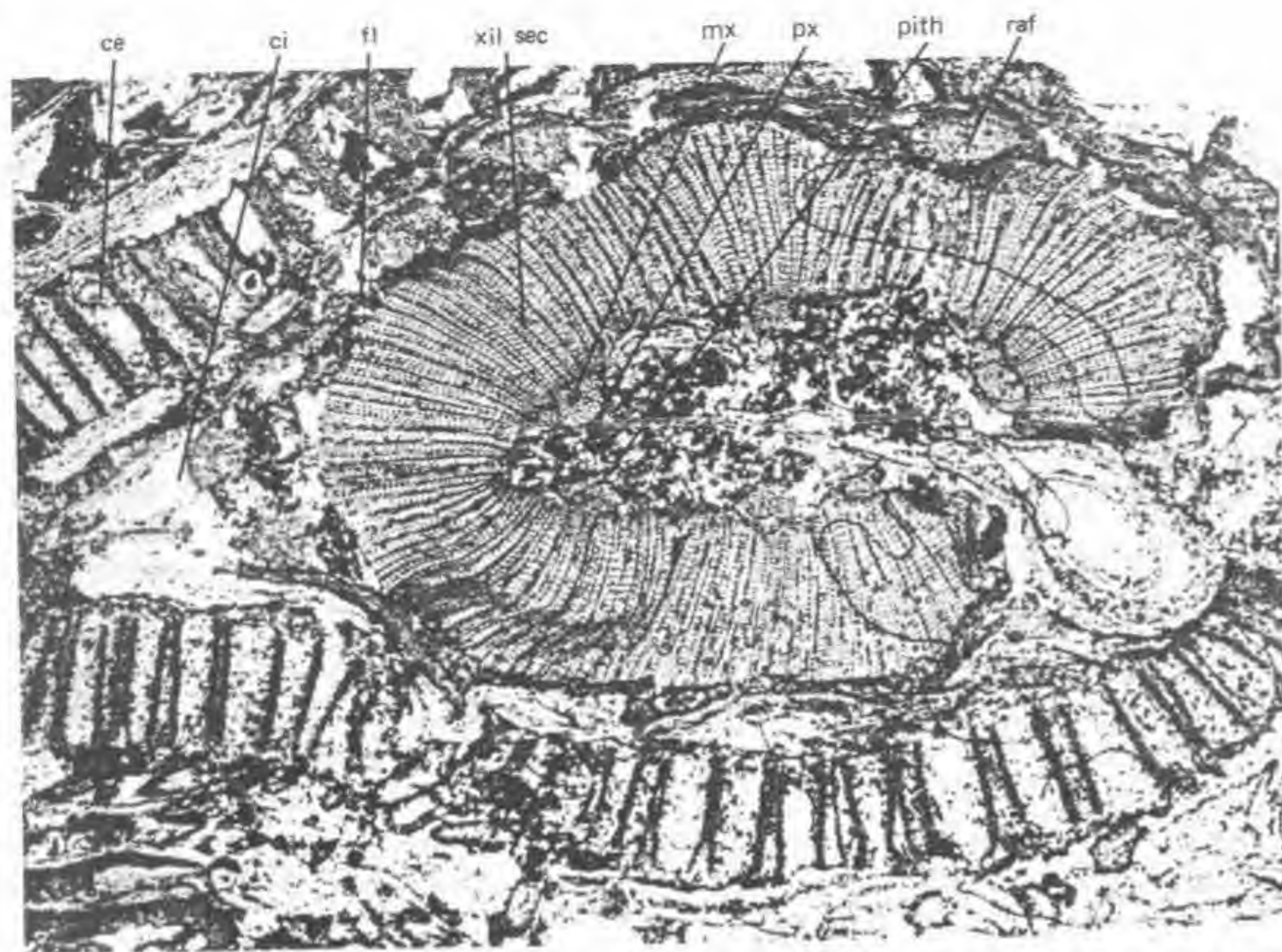


FIGURA 22-2 Corte transversal del tallo de *Lyginopteris*, mostrando la estela y el córtex, x 4. ci, córtex interno; raf, rastró foliar; mx, metaxilema; ce, córtex externo; fl, floema; px, protoxilema; xil sec, xilema secundario.

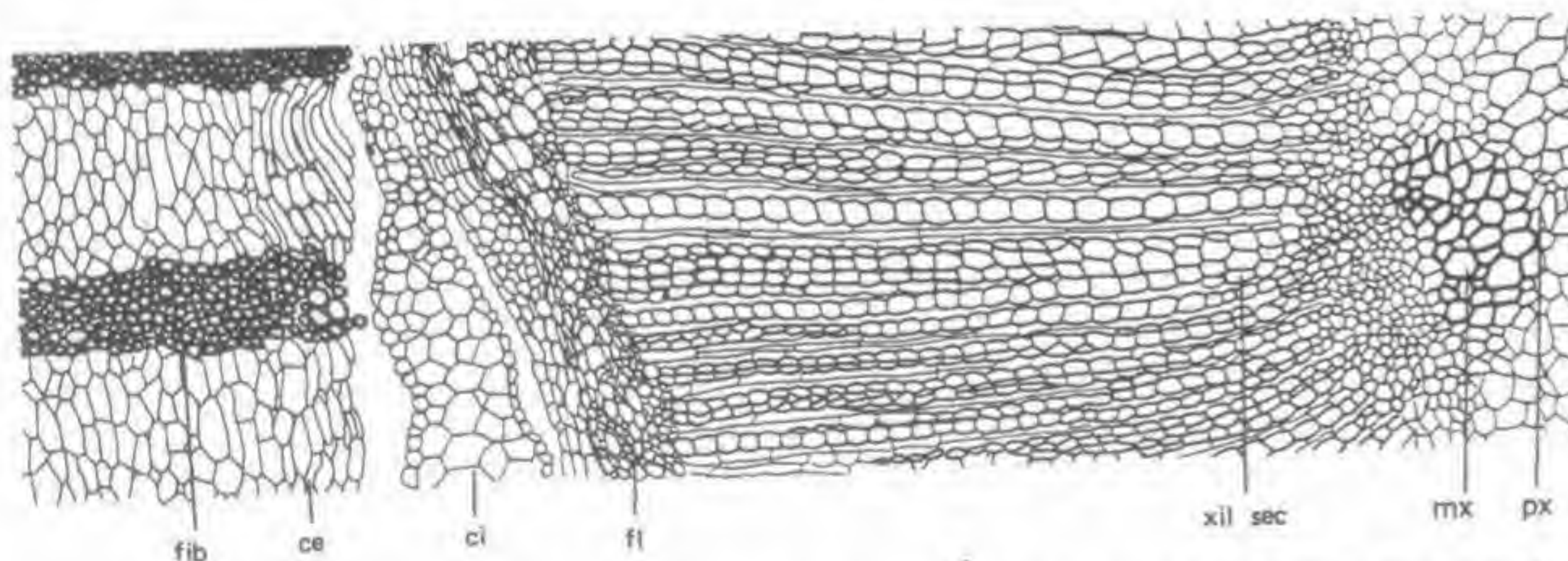


FIGURA 22-3 Sector de un corte transversal del tallo de *Lyginopteris*, desde la medula hasta el córtex externo, x 30. ci, córtex interno; mx, metaxilema; ce, córtex externo; fl, floema; px, protoxilema; fib, fibras de esclerénquima; xil sec, xilema secundario.

pteridospermas del Carbonífero, que se distingue por los tallos polistélcos. La mayoría de los tallos se clasifican dentro de un solo género, *Medullosa*, un buen ejemplo del cual es *Medullosa noei*.

Una vez reconstruida, *Medullosa noei* está

formada por un tronco de unos 5 m de altura, con raíces en puntal alrededor de la base, y frondes dispuestas en espiral hacia la parte alta (fig. 22-5). La zona central del tallo está recubierta por bases foliares numerosas. Las frondes están ramificadas dicotómicamente y tienen una

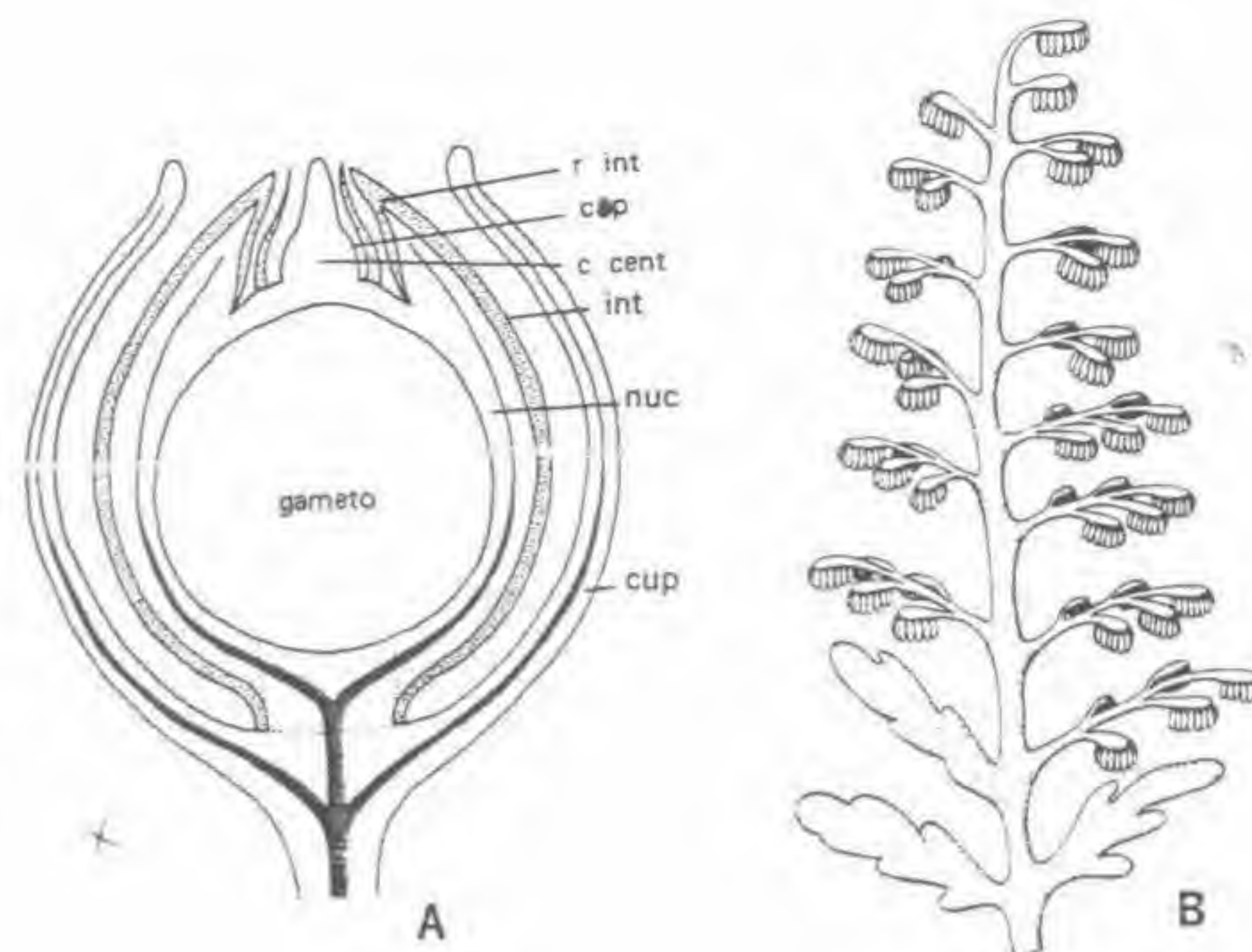


FIGURA 22-4 *Lyginopteris*: A, semilla y cúpula con los haces vasculares en negro, x 1; B, *Crossotheca*, probable órgano polinífero de *Lyginopteris*, con los esporangios colgando de la superficie inferior de apéndices aplanados, x 2. cup, cúpula; r int, revestimiento interior del integumento; c cent, columna central; int, integumento; nuc, nucela; c p, cámara polínica. (A, según Oliver y Scott; B, según Andrews, con permiso de John Wiley & Sons, Inc.)

disposición pinnada, tanto en las pinnulas secundarias como en las terciarias.

La anatomía del tallo es muy característica (fig. 22-6 A). El tejido vascular tiene forma de polistela, y el número de estelas varía desde unas pocas en los tallos jóvenes a muchas en los tallos más viejos. Cada estela comprende un núcleo central de xilema primario con protoxilema mesarca, y se encuentra rodeada por un cilindro de xilema secundario y floema. Las estelas, incluidas en un parénquima rico en células secretoras, están limitadas por el exterior por un córtex parenquimático. La peridermis se encuentra en la cara interior del córtex. En los tallos más viejos, el córtex se va desprendiendo durante el desarrollo, y es la peridermis la que constituye el límite externo del tallo.

A diferentes niveles del córtex se encuentran numerosos rastros foliares. Cada rastró foliar sale de la parte externa de una estela, como un haz concéntrico con el xilema secundario. Conforme atraviesa el córtex, pierde el xilema secundario y

se escinde en varios haces colaterales antes de penetrar en el peciolo de la fronde.

Ciertas semillas denominadas *Pachytista* se han encontrado en íntima asociación con *Medullosa noei* (fig. 22-6 B). *Pachytista* presenta una nucela que contiene un filamento vascular y posee una cámara polínica más o menos aplanada en el extremo distal de la nucela. El integumento está constituido por varias capas y excepto en la base, no está soldado a la nucela; se arquea sobre la cámara polínica, formando el micropilo. Diversas semillas con la conformación general de *Pachytista* se han encontrado unidas a pinnulas terminales o laterales de algunas frondes filicoides.

Con el nombre de *Dolerotheca* se conoce un órgano polinífero perteneciente a *Medullosa* (fig. 22-7). Este órgano, en forma de copa poco profunda, está formado por muchos esporangios alargados fusionados entre sí. Los granos de polen tienen un solo surco, por lo cual recuerdan los granos de los cicadófitos.



FIGURA 22-5 Reconstrucción de *Medullosa*, con las raíces, bases foliares y frondes, x 0,03. (Según Stewart y Delevoryas, con permiso de *The Botanical Review*.)

EVOLUCION DE LAS PTERIDOSPERMAS

Las pteridospermas del Carbonífero inferior se encuentran entre las primeras plantas que poseen óvulos y semillas. El óvulo que puede definirse bien como "un esporangio femenino provisto de integumento", se considera en general como un importante logro estructural en la evolución de las plantas vasculares. Al quedar encerrada la pared del esporangio por un integumento se posibilita a la vez una mejor protección y un suministro de sustancias nutritivas para el desarrollo del gametófito femenino; características que con seguridad proporcionan a las plantas con semillas una ventaja sobre las plantas con esporangios no protegidos. Por ello, tiene un gran interés que las plantas con semillas hayan evolucionado ya desde el Carbonífero inferior. Y es aún más significativo que esto constituya el comienzo de una larga serie de logros evolutivos entre diversos grandes grupos de plantas vasculares con semillas, entre las cuales cabe contar diversos grupos de gimnospermas y de angiosper-

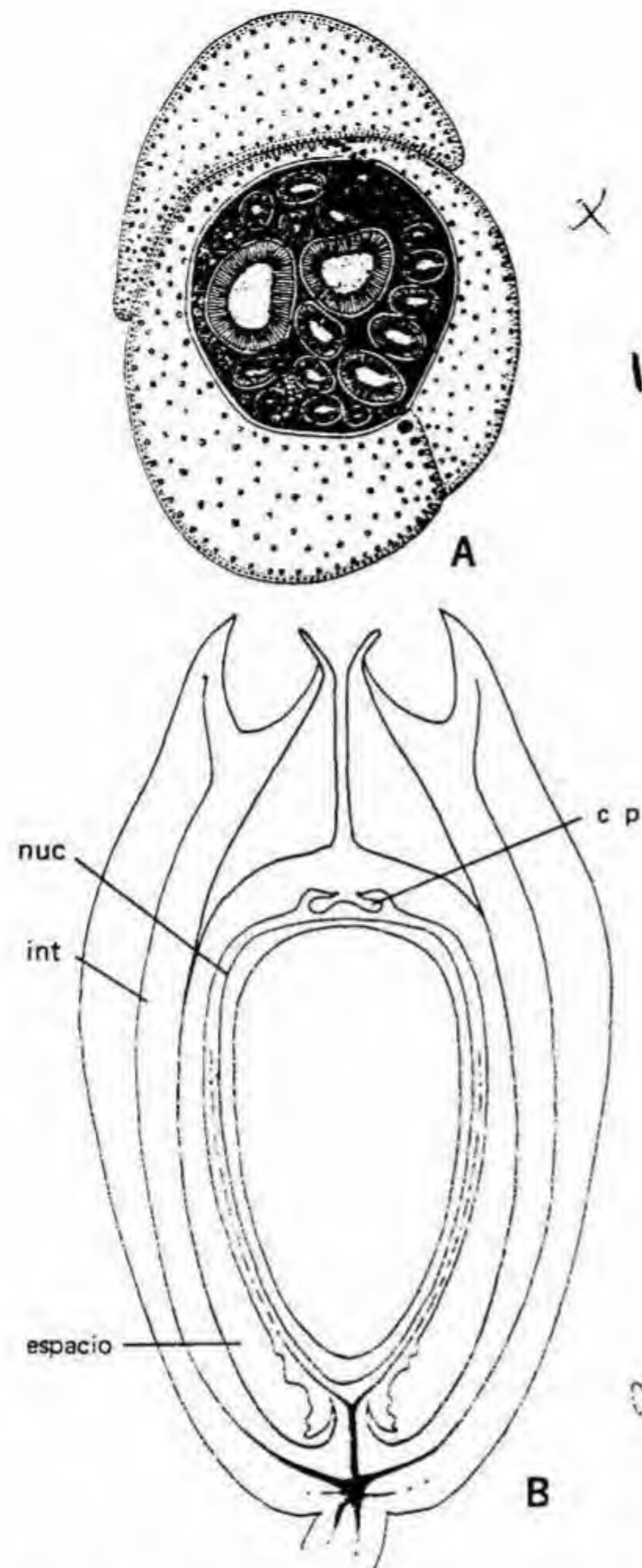


FIGURA 22-6 A, Corte transversal de un tallo de *Medullosa*, mostrando la disposición polistélica del tejido vascular y las células secretoras situadas en el parénquima externo, x 1; B, corte vertical de *Pachytesta*, mostrando la nucela (*nuc*), el integumento (*int*) y la cámara polínica (*cp*), x 1. (A, según Stewart y Delevoryas, con permiso de *The Botanical Review*; B, según Stewart, con permiso de *American Journal of Botany*.)

mas, que serán descritos en capítulos siguientes.

Los pasos seguidos en la evolución del óvulo plantean un problema interesante y hasta cierto punto especulativo, y se han propuesto diversas

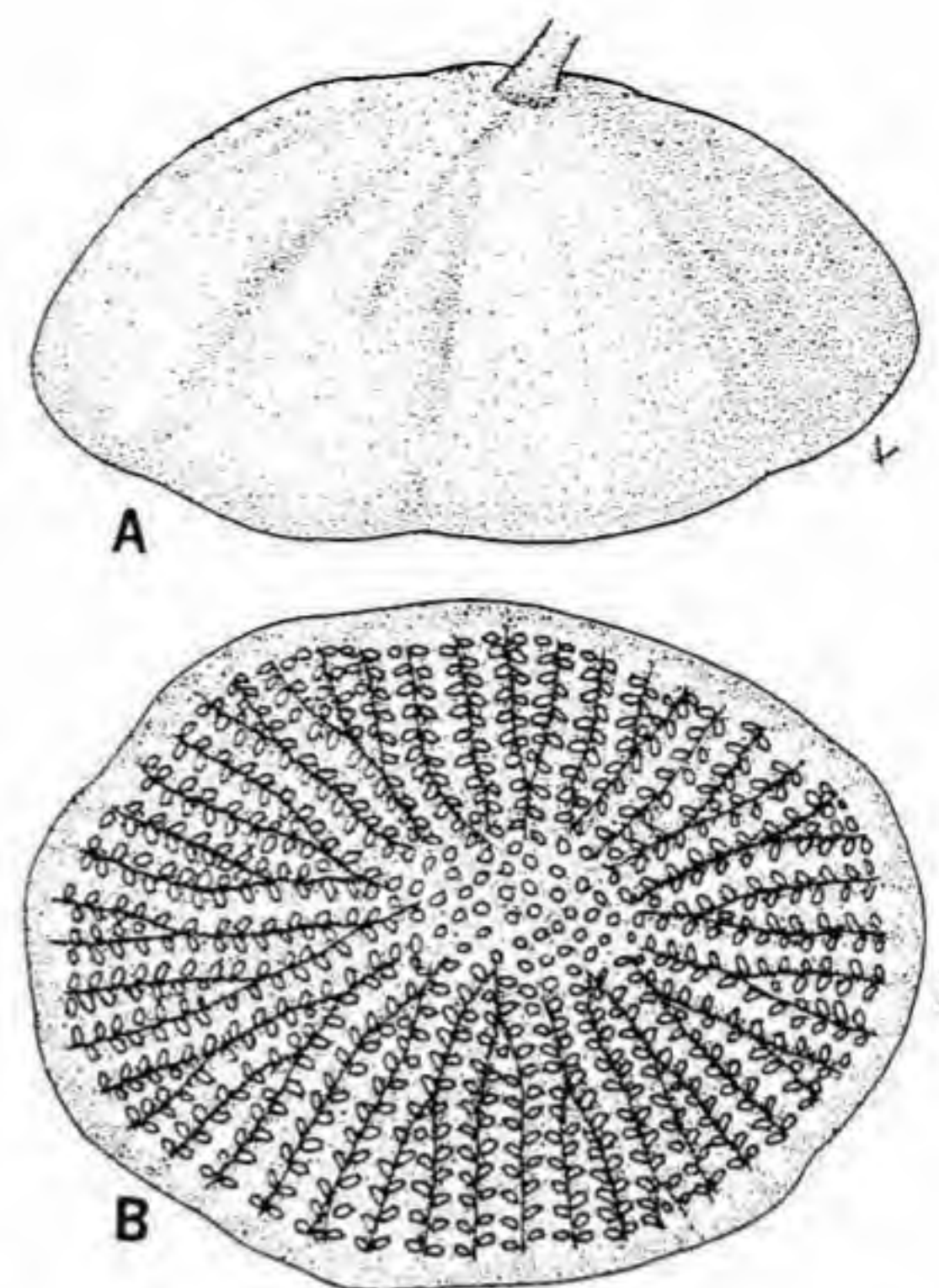


FIGURA 22-7 *Doleriotheca*: A, aspecto de la parte superior del órgano, x 2; B, aspecto de la parte inferior, mostrando numerosos sacos de polen que se abren al exterior, x 2. (Según Schopf, con permiso del *Journal of Paleontology*.)

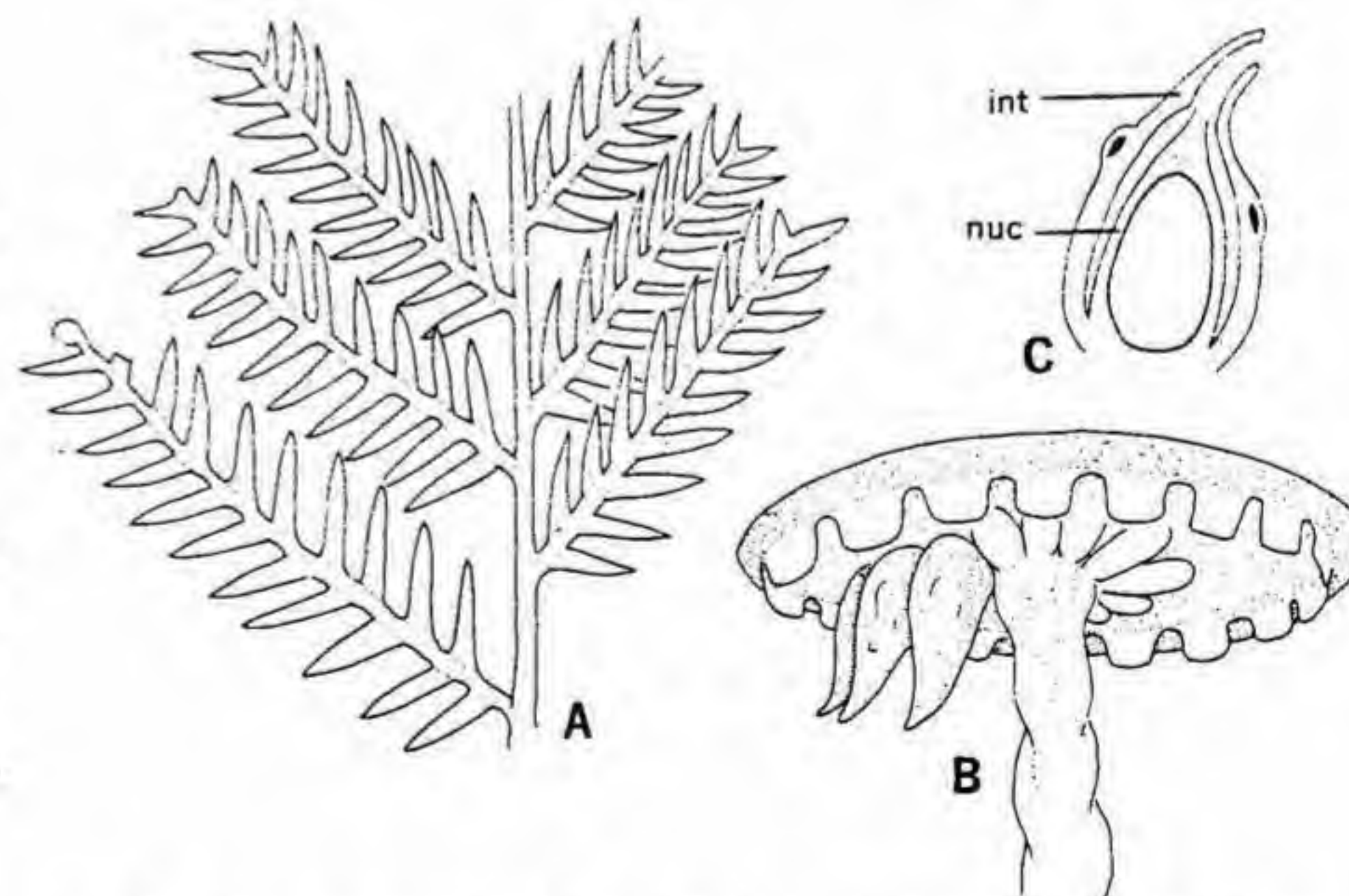


FIGURA 22-8 *Lepidopteris*: A, parte de una fronde, x 0,3; B, disco peltado, con semillas implantadas sobre su cara inferior, x 4; C, corte vertical de una de las semillas, mostrando la nucela (*nuc*) y el integumento (*int*) x 15. (Según Harris, con permiso de *Meddelelser om Grönland*.)

teorías para explicar la probable derivación de este grupo. Una de las teorías sostiene que el integumento lobulado que rodea el esporangio femenino en un óvulo como el de *Lyginopteris* se formó en realidad mediante reducción y fusión de telomas estériles o quizás fértiles, siendo un teloma un segmento terminal único de un eje que se ramifica. Otra teoría propone que en el transcurso de la evolución, un esporangio femenino quedó modificado por una separación y una diferenciación de la pared del esporangio en un integumento externo y una nucela interna, al tiempo que se producía una ramificación del filamento vascular.

En realidad, carecemos de datos directos acerca de los antecesores evolutivos de las pteridospermas del Paleozoico, y del tipo de organización espermatozítico. Las pteridospermas más antiguas pueden haber descendido de plantas del tipo de los helechos, como *Cladoxylon*, algunas especies de las cuales son polistélicas y tienen desarrollo secundario de los tejidos. Se ha indicado también la posibilidad de que plantas del Devónico superior del grupo de las progimnospermas, estudiadas en el capítulo 25, fueran antecesores de las pteridospermas. De acuerdo con esta hipótesis, las pteridospermas habrían evolucionado probablemente a partir de las progimnospermas y los coniferófitos, siguiendo una línea

independiente. Sin embargo, las progimnospermas sólo poseen un tipo de reproducción pteridofítico. No hay indicaciones de que hayan alcanzado la forma de organización con semillas, pero presentan características vegetativas relacionadas tanto con las pteridospermas como con los coníferos.

Antes de estudiar los pteridospermas del Mesozoico, vamos a hacer una breve digresión para fijarnos en el origen del tipo de organización con semillas, e introducir algunos términos que se emplearán en capítulos subsiguientes. Estos temas derivan de forma natural del estudio de las pteridospermas del Paleozoico, y nos proporcionarán un fondo común para trazar la evolución de la forma de organización espermatofítica en otros grupos de plantas con semillas.

LA ORGANIZACION ESPERMATOFITICA

Los botánicos aceptan en general que la semilla apareció por evolución a partir de la

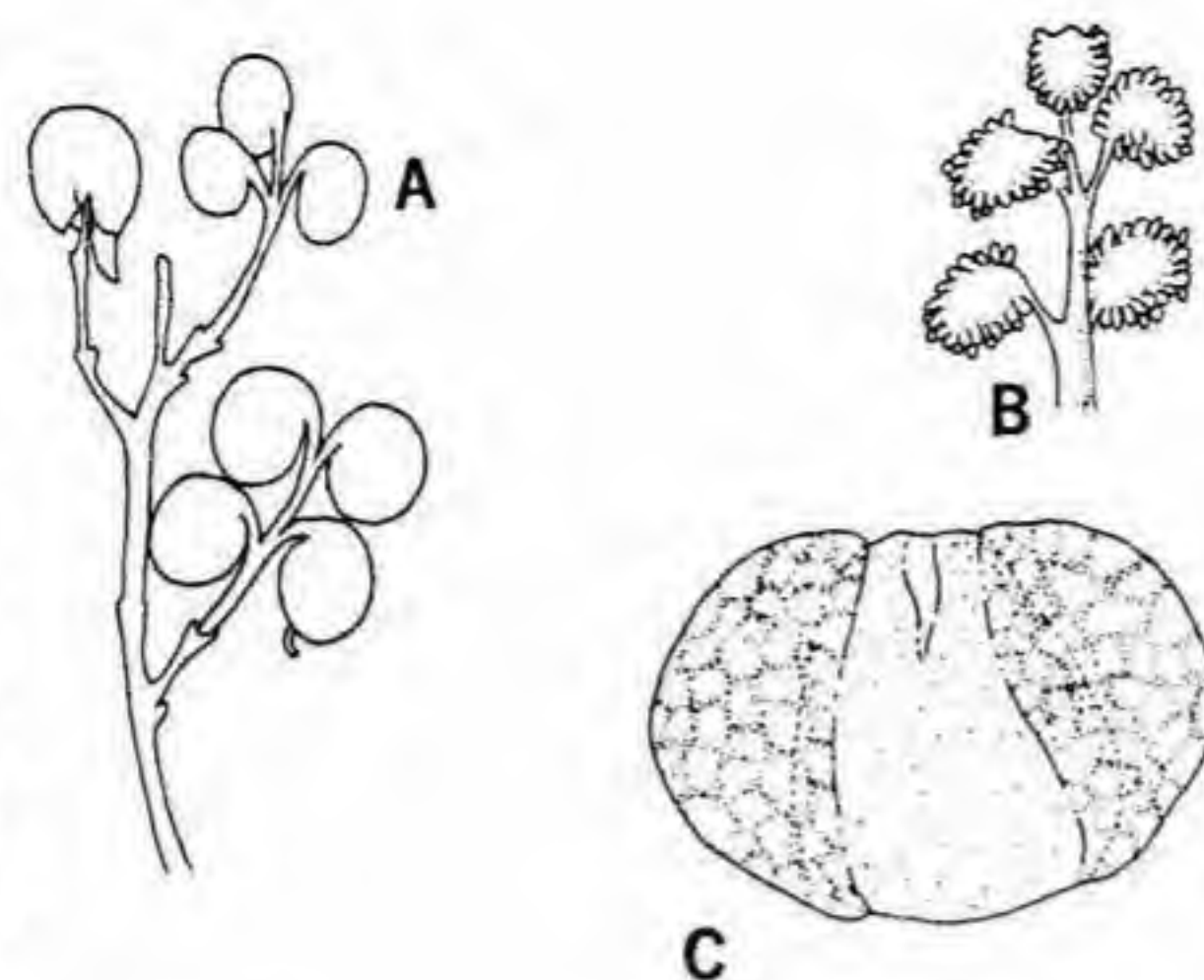


FIGURA 22-9 Coristospérmeas: A, ramitas seminíferas de *Umkomasia*, mostrando la típica forma en escudo o yelmo de la semilla de la parte superior izquierda, x 1; B, *Pteruchus*, órgano polínifero, x 0,75; C, grano de polen extraído de *Pteruchus*, x 500. (A, B, según Thomas, con permiso de la Royal Society de Londres; C, según Townrow, con permiso de *Grana Palynologica*.)

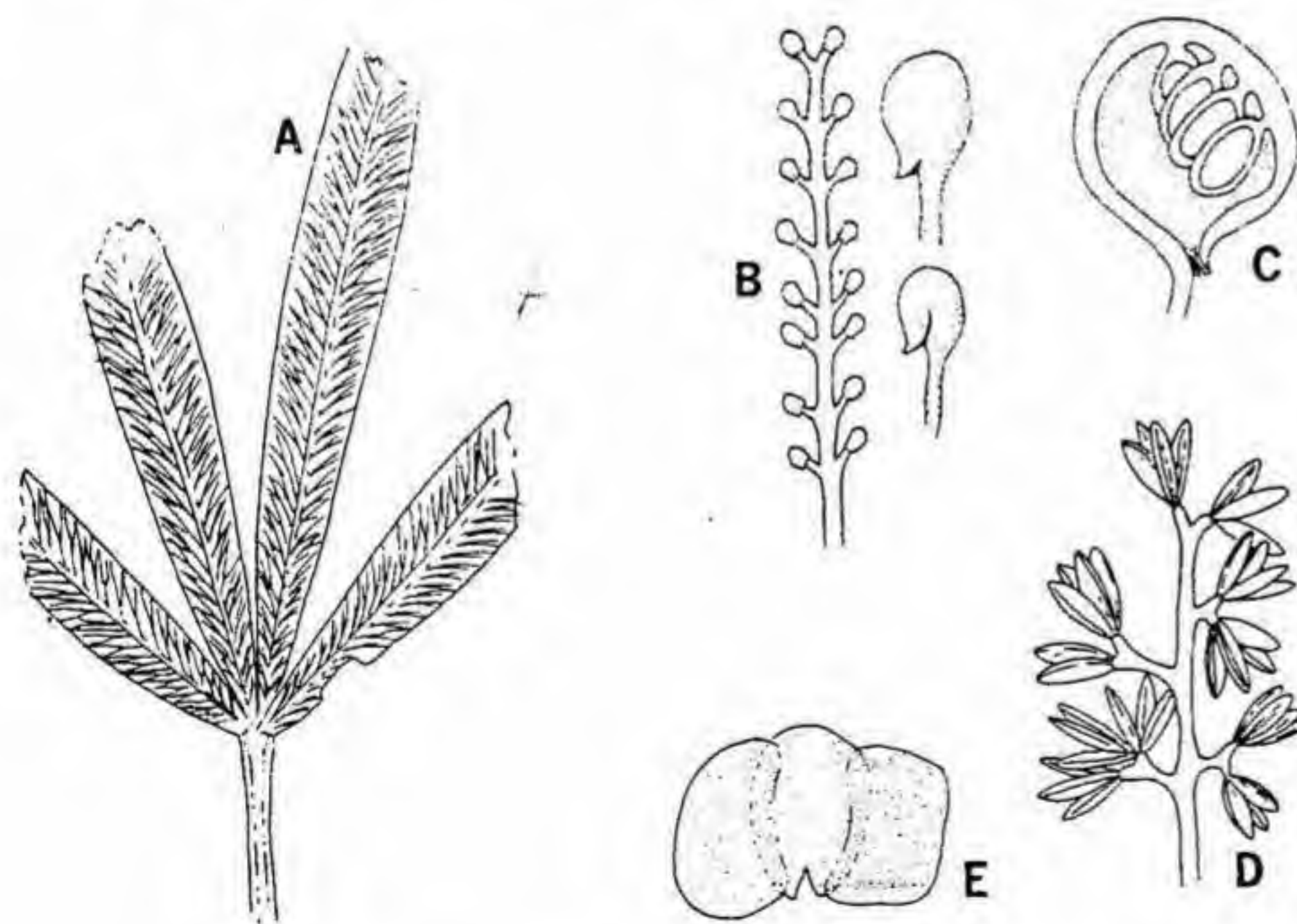


FIGURA 22-10 Caytoniáceas: A, *Sagenopteris*, hoja de la planta portadora de semillas de *Caytonia*, x 0,3; B, *Caytonia*, eje seminífero, con dos cúpulas en forma de yelmo, x 0,6; C, corte vertical de la cúpula de *Caytonia*, dentro de la cual se encuentran cuatro semillas implantadas sobre la pared interna, x 5; D, *Caytonanthus*, órgano polínifero, x 0,6; E, grano de polen extraído de los sacos polínicos de *Caytonanthus*, x 1000. (A, según Seward, con permiso de la Cambridge University Press; B-D, según Thomas, con permiso de la Royal Society de Londres; E, según Townrow, con permiso de *Grana Palynologica*.)

integumentación de una megáspora de algún grupo heterósporo ancestral. Sin embargo, una buena hipótesis es la que estableció Thomson, y defendió más recientemente Bold, en el sentido de que es totalmente posible e incluso probable que la forma ancestral fuera una forma homóspora. Como hizo notar Thomson, las características típicas en la organización espermatofítica son la diferenciación sexual y el desarrollo protálico endósporo. Estas características van acompañadas por la presencia de un aporte de alimentos a cargo de una nucela tapetal, en lugar de partir de alimentos de reserva, como en las plantas que esporulan libremente. La diferencia de tamaño, que es tan importante en las plantas heterósporas que liberan las esporas, está completamente desprovista de importancia en el desarrollo de las semillas. En efecto, como quedó demostrado por Thomson, en un gran número de plantas con semillas no existe diferencia significativa en tamaño entre las esporas-semilla uninucleadas y las esporas-polen. El mismo autor cita varios ejemplos en los cuales la espора polínica es en realidad mayor que la espора semilla.

Los botánicos aceptan de forma general que una planta heteróspora, y por ello unisexual, es obviamente un antecesor más probable de las semillas, debido a que la diferenciación sexual se produce paralelamente a la heterosporia. En realidad, esto es perfectamente posible, y aunque no queremos establecer ningún juicio acerca de la hipótesis, nos parece que Thomson ha presentado un buen argumento a favor de la homosporia. La heterosporia ancestral como origen de la organización espermatofítica, y sobre todo, la idea de que la diferenciación sexual no puede haber tenido lugar en antecesores homósporos, no deberían ser aceptadas a ciegas, si no aparecen buenas pruebas a su favor.

Teniendo en cuenta que este problema no está resuelto, vamos a emplear nombres especiales para las esporas, esporangios y esporofilos de las plantas con semillas. Son éstos los de andróspora, androsporangio y androsporofilo para las estructuras relacionadas con el polen; ginóspora, ginosporangio y ginosporofilo para las estructuras relacionadas con la semilla. Al emplear estas denominaciones, no hacemos sino subrayar la importancia de la diferenciación sexual en las plantas con semilla, y conservar también los términos compatibles con los que se emplean con las flores angiospermas: a saber androceo y gineceo. De este modo tenemos nombres que pueden ser aplicados a las estructuras que conducen al desarrollo

de gametos en todas las plantas con semilla, designaciones que destacan la diferenciación sexual y quitan importancia a las diferencias de tamaño de las esporas.

LAS PTERIDOSPERMAS DEL MESOZOICO

En las rocas del Triásico y del Jurásico tanto del hemisferio Norte como del hemisferio Sur, se han encontrado plantas que se cree pueden ser adscritas a los helechos con semilla. Estas plantas se clasifican de ordinario en tres familias distintas, que no presentan otras interrelaciones entre sí, que la posesión de semillas y de follaje filicoides. Las familias se describen con detalle en los textos de paleobotánica, pero aquí sólo las mencionaremos brevemente.

Debido a la posesión de semillas y a su localización en el tiempo, la principal importancia de estas plantas es la posibilidad de que ofrezcan pistas que puedan arrojar luz sobre el origen de las angiospermas. Esto es particularmente cierto en lo que se refiere a las plantas de las caytoniáceas, que presentan características tan próximas a las de las angiospermas, que llegó a considerárselas como sus verdaderas antecesoras.

Familia peltaspermeas. Esta familia está representada por plantas del Triásico superior de Sudáfrica y Groenlandia. El género mejor conocido es *Lepidopteris*, que tiene frondes con aspecto de helecho, bipinnadas, con nerviación abierta en las pinnulas (fig. 22-8 A). Unidas a la superficie inferior de un disco peltado y pedunculado se han encontrado semillas de unos 15 mm de diámetro (fig. 22-8 B). Cada semilla es ovalada, de unos 7 mm de longitud, con un micrópilo formado por un integumento curvo (fig. 22-8 C). Los granos de polen, ovalados, se encuentran en el interior de sacos polínicos que se producen en dos filas sobre la superficie inferior de ramificaciones parecidas a pinnulas reducidas.

Familia coristospérmeas. Diversos géneros de semillas sueltas y de órganos políniferos hallados en rocas del Mesozoico inferior de África y de Sudamérica han sido clasificados dentro de una familia distinta, la de las coristospérmeas (lo cual significa semillas en forma de yelmo). Parece ser que estas plantas eran pequeñas y estaban provistas de frondes con aspecto de helecho. Los órganos reproductores son unisexuales y están dispuestos sobre ejes ramificados. A partir del tallo y de la axila de una bráctea parten

ramificaciones portadoras de semillas que poseen cúpulas recurvadas sobre los ápices de las ramificaciones (fig. 22-9 A). Estas cúpulas en forma de yelmo contienen semillas con micrópilos que salen más allá de los labios de la cúpula. Las ramas portadoras de los órganos poliníferos carecen de bráctea protectora, y los esporangios están reunidos sobre los ápices expansionados de las terminaciones de la rama (fig. 22-9 B). En algunos de los esporangios se han encontrado granos de polen en forma de vesícula (fig. 22-9 C).

Familia Caytoniaceas. Esta familia está representada por hojas, órganos portadores de semillas y órganos productores de polen hallados en rocas pertenecientes desde el Triásico hasta el Cretácico inferior (fig. 22-10). Aunque se creía al principio que se trataba de angiospermas, investigaciones posteriores indicaron que no eran verdaderas angiospermas; se consideran actualmente como derivaciones especializadas de las pteridospermas.

El fósil más significativo de órganos portadores de semillas, se denomina *Caytonia*. Está formado por un eje central con dos filas laterales de sacos circulares (fig. 22-10 B). Cada uno de ellos es una cúpula que se abre por un labio situado cerca de la base (fig. 22-10 C). Las semillas están fijadas al interior de la pared de la cúpula y están dirigidas al interior de la cavidad. El parecido entre esta cúpula y el carpelo de una angiosperma condujo a los botánicos a incluir al principio a *Caytonia* entre las angiospermas. Sin embargo, los trabajos posteriores descubrieron granos de polen en el interior de la cúpula, lo cual indicaba que la polinización tenía lugar en cada óvulo y no sobre el labio de la cúpula, una característica impropia de las verdaderas angiospermas. Sin embargo, *Caytonia* constituye un ejemplo de desarrollo evolutivo próximo a la angiospermia, y nos indica de qué modo puede haberse realizado el proceso en otras líneas evolutivas.

BIBLIOGRAFIA

- × Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 129-166.
- "Early Seed Plants". *Science*, 142: 925-931 (1963).
- Bold, H. C., *Morphology of Plants*. Nueva York: Harper & Row, editores (1957). Págs. 451-471, 603-620.
- Delevoryas, T., "The Medullosaceae-Structure and Relationships", *Palaeontographica*, 97(B): 113-167 (1955).
- *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston, Inc. (1962). Págs. 103-128.
- × Thomson, R. B., "Evolution of the Seed Habit in Plants". *Trans. Roy. Soc. Canada*, Ser. 3, 21(5): 229-272 (1927).
- Townrow, J. A., "The Peltaspermaceae, a Pteridosperm Family of Permian and Triassic Age". *Palaeontology*, 3: 333-361 (1960).
- Walton, J., *An Introduction to the Study of Fossil Plants*, 2.^a ed. Londres: A. & C. Black Ltd. (1953).

23

DIVISIÓN CICADÓFITOS

Las plantas de esta división se clasifican en dos órdenes distintos, las bennettitales (llamadas algunas veces cicadeoideales) y las cicadales. Bennettitales se conocen solamente en forma fósil, procedentes desde principios hasta finales del Mesozoico. Las cicadales también se conocen en forma fósil de principios del Mesozoico, pero han persistido hasta la actualidad y están representadas por nueve géneros distribuidos por las latitudes subtropical y tropical. Ambos grupos alcanzaron su desarrollo máximo en tiempos del Mesozoico medio, en los que constituyeron una parte conspicua y dominante de la flora. Casi con certeza, ambas líneas se originaron a partir de las pteridospermas del Paleozoico.

Ambos grupos, denominados en conjunto cicadófitos, suelen estudiarse como órdenes distintos incluidos en una sola división (o subdivisión). Sin embargo, un buen número de pruebas indican que los dos grupos no están íntimamente relacionados. Es posible que esta idea pueda obtener suficientes pruebas a su favor después de nuevas investigaciones como para justificar la creación de dos divisiones distintas. Los dos órdenes son parecidos en muchos aspectos, en especial en el hábito de la planta y en la organización macroscópica de la hoja, y de momento probablemente sea mejor estudiarlos como órdenes separados de una división única, la de los cicadófitos.

ORDEN BENNETTITALES (Cicadeoideales). Las plantas de este orden constituyen uno de los elementos más notables y dominantes de las floras del Mesozoico, lo cual condujo a algunos investigadores a llamar al Mesozoico la "Edad de las cicades". Al parecer las bennettitales evolucionaron a finales del Carbonífero, o durante el Pérmico, alcanzaron un zenit en su desarrollo en el Jurásico y declinaron extraordinariamente hasta su extinción a finales del

Cretácico. De este modo, su proceso evolutivo general resulta ser paralelo al auge y desaparición de los dinosaurios. De modo muy lógico, esto ha conducido a la idea de que las bennettitales y los dinosaurios eran hasta cierto punto interdependientes, aunque no existen pruebas directas de ello.

Las bennettitales comprenden dos familias, las cicadeoideáceas y las williamsoniáceas. Aunque estén obviamente relacionadas, las plantas de ambas familias presentan diferencias bien claras en el aspecto general, anatomía y estructuras reproductoras.

Cycadeoidea es el género mejor conocido de las cicadeoideáceas (fig. 23-1). Se ha encontrado en muchas partes del mundo pero especialmente en las Black Hills de Dakota del Sur. Los tallos constituyen troncos cortos, con frecuencia en forma de barril, que de forma superficial recuerdan los frutos de la piña de América. Algunas especies tienen tronco ramificado, pero los de muchas otras no lo son. Un examen detenido pone de manifiesto un denso recubrimiento de bases foliares dispuesto en espiral alrededor del tallo. Estas bases están rodeadas por un grueso tapiz de pelos pluricelulares largos y aplanados o de escamas. No se han encontrado hojas maduras unidas a los tallos, pero las hojas jóvenes permiten apreciar que poseían una disposición pinnada de los folíolos. Por ello se considera que las hojas maduras eran frondes pinnados distribuidas en forma de corona en la parte apical del tronco.

Los tallos tienen una amplia medula, un córtex y un estrecho cilindro de xilema. Por causa de esta disposición, recuerdan los tallos de las especies actuales de las cicadales. El xilema primario es endarca, con traqueidas y rayos de xilema secundario dispuestos en filas radiales. Las traqueidas tienen poros areolados dispuestos en forma circular o escalariforme. Los rastros foliares son numerosos y normalmente tienen una clara forma en C, con la parte cóncava dirigida hacia el interior.

Los órganos reproductores de *Cycadeoidea* son muy interesantes, y han merecido mucha atención crítica. Se han encontrado incluidos en el tronco, entre las bases de las hojas, con frecuencia en gran número. Cada unidad consiste en una fructificación bisporangiada, constituida por un receptáculo central en forma de cono. Este receptáculo está cubierto y rodeado por segmentos carnosos en cuyo interior se encuentran sacos polínicos (fig. 23-2 A, B). Las semillas están incluidas dentro de escamas interseminales, sobre el

mismo receptáculo; cada una de ellas tiene un integumento único, con lo cual se parece a las semillas de las cicadas actuales.

La estructura bisporangiada ha sido llamada de formas distintas, a saber, estróbilo, cono y flor, pero su naturaleza exacta es desconocida. Estudios recientes de la disposición de los haces vasculares han puesto de manifiesto que el pedúnculo reproductor tiene conexiones con los rastros foliares en lugar de tenerlas directamente con la estela como en las ramas axilares normales. Por ello, la fructificación resulta ser más una estructura foliar que una estructura caular. Aunque parecidas por su disposición general a flores como las de *Magnolia* (véase cap. 27), las semillas carecen totalmente de desarrollo de ovario. Así, no existe homología con la flor angiosperma, y el término "flor" debería abandonarse o emplearse con reservas en cualquier grupo distinto del de los antófitos (véase cap. 27). La estructura general parece más próxima a un estróbilo compuesto o cono, y esta designación soslaya cualquier referencia de homología o interrelación con los antófitos.

Williamsonia, un género bien conocido, se encuentra en rocas del Jurásico en varios continentes. Estas plantas difieren de *Cycadeoidea* por poseer troncos alargados, ramificados y más o menos columnares, con las bases foliares dispuestas en espiral característica, y verticilos de hojas en el ápice de cada rama (fig. 23-3). Las hojas tienen aspecto de fronde, con una fila de folíolos pinnados y dispuestos a lo largo de cada parte del raquis.

Las estructuras reproductoras son en general parecidas a las de *Cycadeoidea*, aunque la mayoría de los ejemplares resultan ser unisexuales. El órgano formador de semillas presenta a éstas incluidas en un receptáculo (fig. 23-4 C), mientras los órganos polínicos tienen sacos polínicos, ya libres sobre apéndices pinnados, ya reunidos en sinangios sobre la superficie interior de apéndices (fig. 24-4 A, B). No se sabe si estas plantas eran monoicas o dioicas.

En las rocas del Mesozoico se encuentran con frecuencia hojas sueltas de bennettitales, y en algunos puntos llegan a ser abundantes. Por su morfología, estas hojas no pueden distinguirse en general de las de cicadales. Sin embargo, investigaciones críticas han puesto de manifiesto que los estomas y el dibujo de la epidermis de las hojas de este grupo son decididamente distintos de los de las cicadales. La característica más decisiva es el origen y disposición de las células oclusivas y

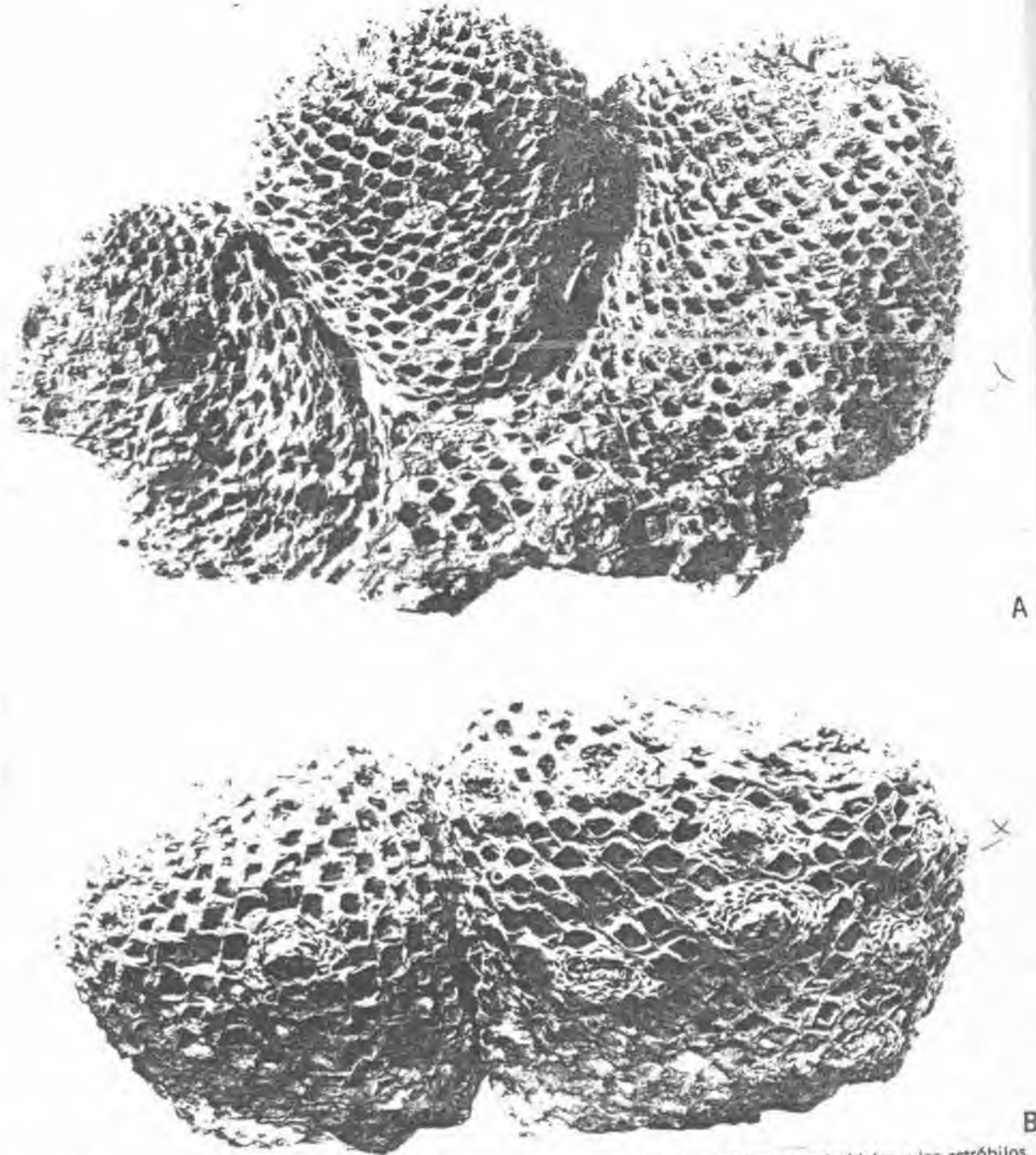


FIGURA 23-1 A, B, troncos petrificados de *Cycadeoidea* mostrando las bases foliares romboidales y los estróbilos encajados entre éstas, x 0,33. (Según Wieland.)

acompañantes de los estomas. En las hojas de las bennettitales, el desarrollo del aparato estomático se denomina sindetoqueílico. En este tipo, las células acompañantes y las células oclusivas se originan a partir de la misma célula madre (fig. 23-5 A, B). Otra característica notable es la pre-

sencia de gruesas capas de cutícula sobre las paredes externas de las células oclusivas.

Otro tipo de desarrollo del aparato estomático, que se encuentra en las cicadales fósiles y actuales, se denomina haploqueílico. En este tipo, las dos células oclusivas se desarrollan a partir de

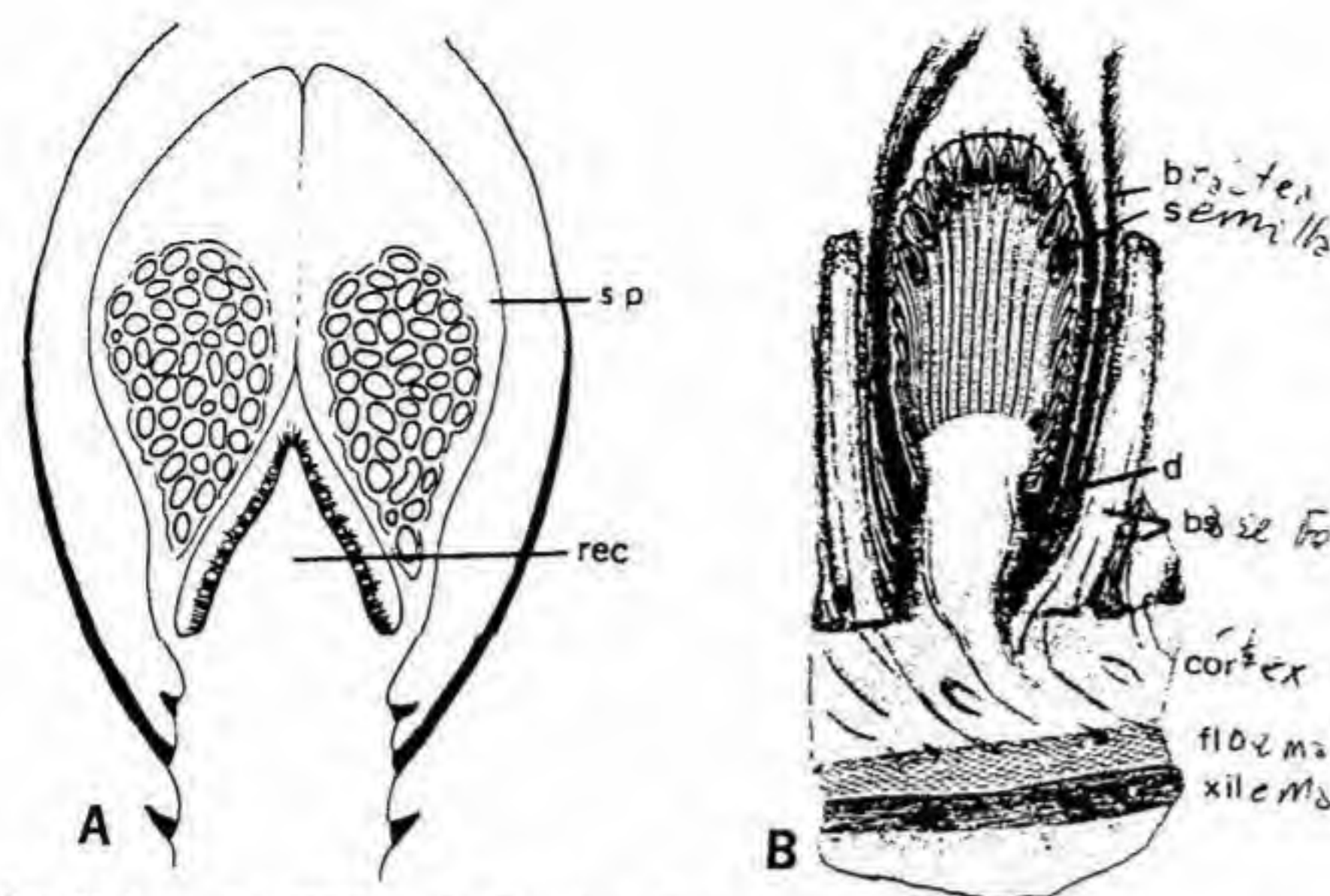


FIGURA 23-2 A, estróbilo de *Cycadeoidea* en corte vertical, mostrando los sacos polínicos (*s p*) que se encuentran sobre el receptáculo seminífero (*rec*), X 1; B, corte vertical de un estróbilo de *Cycadeoidea* que muestra numerosas semillas incluidas en el receptáculo, X 1. *b*, bráctea; *cor*, córtex; *bs*, base foliar; *fl*, floema; *s*, semilla; *xil*, xilema. (A, según Delevoryas, con permiso del *American Journal of Botany*; B, según Wieland.)

una sola célula inicial, mientras las células acompañantes se originan a partir de células iniciales epidérmicas ordinarias que se van modificando (fig. 23-5 C, D). Las células acompañantes pueden formar un anillo alrededor de las células oclusivas, que no tienen espesamientos cuticulares apreciables sobre sus paredes.

Filogenia de las bennettitales. En general se considera que las bennettitales se han originado a partir de las pteridospermas. La estructura del tallo y de las hojas son pruebas a favor de este origen, pero las interrelaciones de los órganos reproductores son oscuras.

El órgano más controvertido es la fructificación de las bennettitales que con frecuencia se ha comparado con una flor angiosperma del tipo de las de *Magnolia*. Las brácteas que se encuentran bajo el anillo de apéndices políniferos han sido comparadas al cáliz y corola de este género; los apéndices políniferos han sido equiparados a los estambres; y los óvulos existentes sobre el receptáculo se han comparado a los frutos de un receptáculo magnoliano. Sin embargo, a pesar de este parecido tanto los paleobotánicos como los neobotánicos han apuntado con especial énfasis que las semillas de las bennettitales carecen de carpelos, y que están por ello íntimamente relacionadas con las semillas de las gimnospermas. De este modo parece ser que no existe ninguna interrelación íntima entre las bennettitales y las



FIGURA 23-3 Reconstrucción de *Williamsonia* mostrando las ramas, bases foliares y hojas, X 0,03. (Según Sahni, con permiso del Geological Survey of India.)

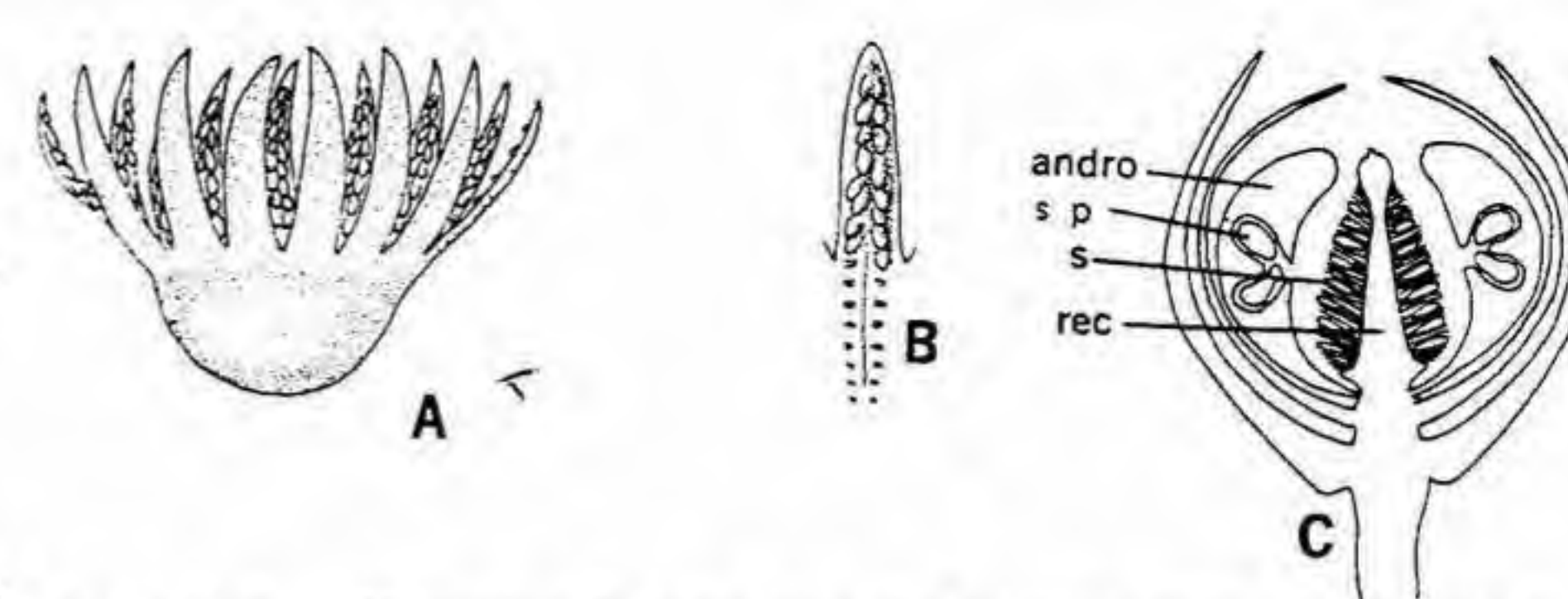


FIGURA 23-4 *Williamsonia*: A, órgano polinífero, mostrando sacos polínicos sobre su cara interna, X 0,6; B, uno de los lóbulos con sacos polínicos, X 1; C, corte vertical de un órgano seminífero, mostrando semillas (*s*) implantadas sobre el receptáculo (*rec*), sacos polínicos (*s p*) incluidos en androsporofilos (*andro*) X 1,5. (A, B, según Nathorst, con permiso de Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar; C, según Harris, con permiso de la Royal Society de Londres.)

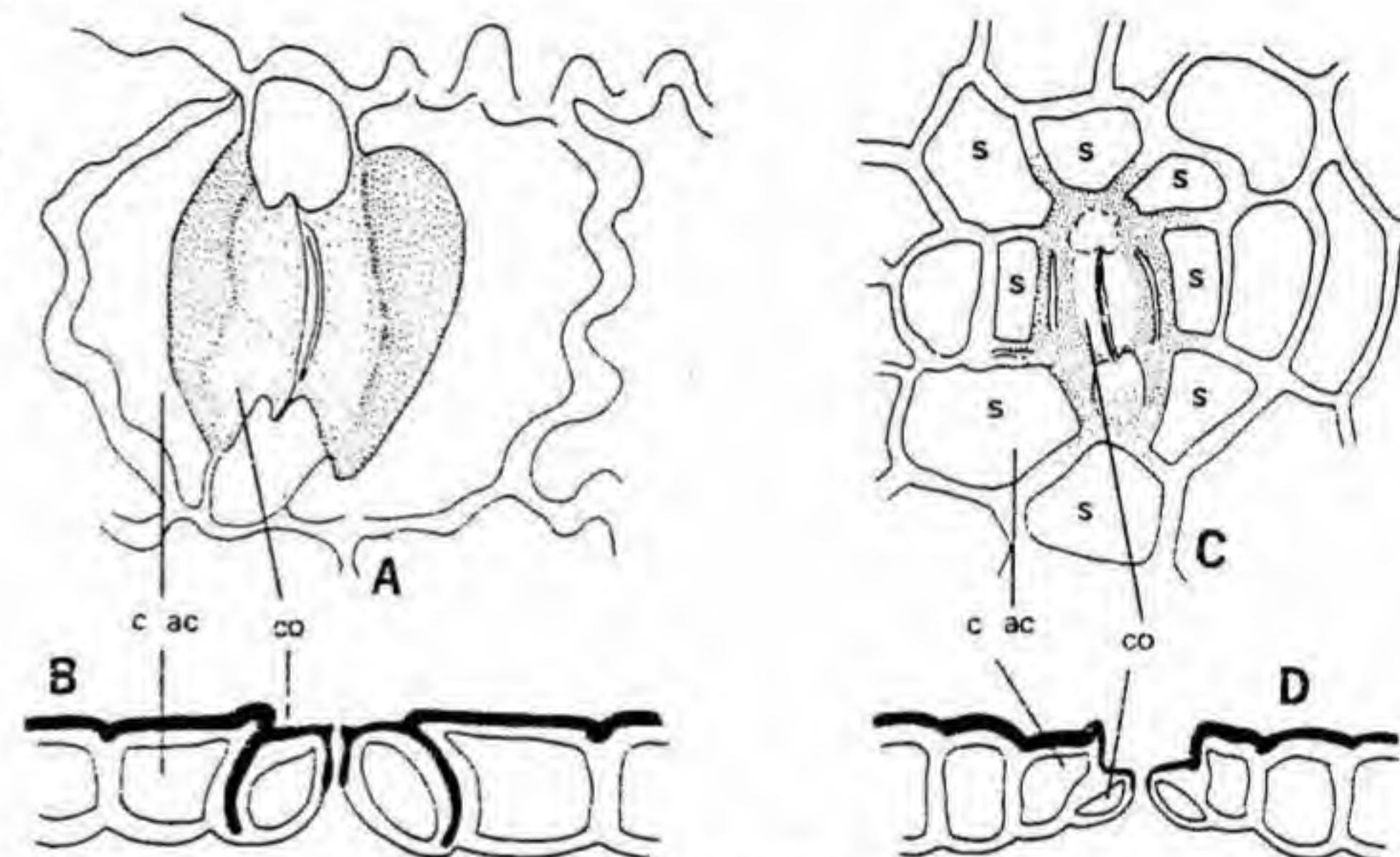


FIGURA 23-5 Estructura de los estomas en los cicadófitos: A, B, estomas sindetoquilioides de hojas de *Pterophyllum*, una hoja de bennettital, mostrando dos células acompañantes (*c ac*), células oclusivas (*c o*) y la cutícula en negro, X 600; C, D, estomas haploquilioides de *Pseudotsuga*, una hoja de cicadal, mostrando un anillo de células acompañantes, las células oclusivas y la cutícula en negro, X 500. (Según Harris, con permiso de Meddelelser om Grönland.)

angiospermas, pero el parecido general entre las estructuras reproductoras presenta notables ejemplos de desarrollo evolutivo paralelo. Si existe alguna relación, ésta es ciertamente remota y con las pteridospermas del Paleozoico.

Las bennettitales tienen también según parece alguna relación remota con las cicadales. Aunque comparten aspectos anatómicos y morfológicos generales parecidos, las cicadales se diferencian de modo marcado de las bennettitales por poseer conos unisexuales y un desarrollo haploquiliico de los estomas. Se admite en general que las bennettitales y las cicadales evolucionaron

a partir de pteridospermas, aunque siguiendo caminos distintos ya desde los primeros tiempos. La evolución seguida por las bennettitales, que condujo al desarrollo de un órgano en forma de flor, terminó con la extinción prácticamente al mismo tiempo en que desaparecían los dinosaurios. En cambio, las cicadales originaron por evolución conos unisexuales y han persistido hasta la actualidad con nueve géneros.

ORDEN CICADALES. Este orden de cicadófitos constituye uno de los grupos más reducidos aunque más interesantes de plantas vasculares

actuales. Desde los tiempos del Mesozoico, en que gozaban de una amplia distribución y una abundancia relativamente grande, el número, tanto de especies como de individuos, fue declinando durante el Cretácico y el Terciario. En la actualidad, los nueve géneros existentes se encuentran en regiones relativamente limitadas de los trópicos y subtropicos (tabla 23-1). Esta distribución restringida parece indicar que los cicadofitos están siguiendo un proceso de extinción.

Morfología. Por su aspecto general, las cicades actuales se parecen íntimamente a palmeras y helechos arborescentes (fig. 23-6). Las formas del tallo varían desde muy corto y bulboso hasta alto y columniforme. En casi todas, las hojas son frondes grandes y pinnadas implantadas formando una corona sobre la parte apical del tallo. Las cicades varían desde formas muy pequeñas con tallos principalmente subterráneos (*Bowenia* y *Stangeria*), plantas arborescentes de casi 18 m de altura (*Macrozamia*). La mayoría de los géneros y de las especies son arborescentes y su altura varía entre ambos extremos, pero raramente supera los 2 metros.

La parte externa del tronco de todas las especies arborescentes está recubierta por una armadura muy visible de bases foliares (fig. 23-7). Las hojas se separan del tallo por una capa de abscisión que se forma en el pecíolo a varios centímetros de distancia del tallo. En varios géneros, el número de bases foliares del tallo se ha empleado para calcular la edad. Por ejemplo, en *Dioon*, en donde cada año se producen nuevas hojas, Chamberlain estimó que si el número de hojas por planta adulta es el de 20, teóricamente deben formarse 10 hojas cada año. Basándose en esto, se deduce que un ejemplar con 10 000 bases foliares, debe tener aproximadamente 1000 años de edad. Se han encontrado ejemplares con estas características, pertenecientes al género *Dioon*.

Las hojas se parecen a frondes de helecho, y son pinnadas en todos los géneros excepto en *Bowenia*, en donde son bipinnadas. Los folíolos están dispuestos en dos filas laterales, uno de ellos en cada parte del raquis. Normalmente los folíolos son enteros, rígidos y xeromorfos, con una gruesa cutícula y estomas situados en criptas. La mayor parte de las especies presentan un tejido en empalizada bien marcado y un mesófilo esponjoso (fig. 23-8 A, B). La nerviación parece paralela a primera vista, pero es en realidad dicotómica; las ramificaciones de los nervios parten oblicuamente y rápidamente siguen una orien-

TABLA 23-1
DISTRIBUCION ACTUAL DE LOS CICADALES

Género	Distribución por países	
<i>Cycas</i>	Australia; Islas del Este de la India; India; China; Japón Meridional	Hemisferio oriental
<i>Macrozamia</i> <i>Bowenia</i>	Australia	
<i>Encephalartos</i> <i>Stangeria</i>	Sudafrica	
<i>Zamia</i>	Florida; Indias Occidentales; México; América Central; Parte septentrional de Sudamérica; Parte meridional de los Andes hasta Chile	Hemisferio occidental
<i>Microcycas</i>	Parte occidental de Cuba	
<i>Ceratozamia</i> <i>Dioon</i>	México	

tación paralela. Los folíolos de *Cycas* tienen un solo nervio que forma un nervio central prominente.

Anatomía. La estructura interna del tallo de las cicades es parecida a la de las bennettitales (fig. 23-9). La medula y el córtex son relativamente gruesos, y el cilindro vascular, dictiostélico, es relativamente fino. De modo centrífugo y siguiendo filas radiales, aunque sin llegar a formar anillos de crecimiento bien definidos se forma una pequeña cantidad de leño secundario (fig. 23-10 A). Los poros de las traqueidas suelen ser areolados (fig. 23-10 B). Los radios pueden poseer una o varias células de grosor, y más de 20 células de longitud; con frecuencia contienen granos de almidón o cristales de oxalato de calcio. Tanto la medula como el córtex contienen canales mucilaginosos prominentes y grandes cantidades de almidón. El córtex está limitado exteriormente por una peridermis bien marcada aunque delgada.

Una de las características más interesantes de la anatomía de los cicadofitos es la disposición de los rastros foliares. El número de estos rastros varía según la especie, pero siempre presenta una disposición denominada *ceñido* (fig. 23-11). Cada rastro foliar parte de intersticios foliares situados sobre la estela, a una cierta distancia alrededor de ella respecto de la inserción foliar. Por ello, para llegar a la base foliar, el rastro debe ceñir la estela a lo largo de un cierto arco. Cada rastro



FIGURA 23-6 Aspecto general de dos cicadales actuales: A, *Zamia*, x 0,1; B, *Cycas*, x 0,005. (B, según Brown, con permiso de Blaisdell Publishing Company.)

foliar sube ligeramente al atravesar el córtex, arriándose cada vez más a los demás rastros antes de penetrar en la base foliar. Esta disposición se encuentra también en muchas angiospermas, en especial en monocotiledóneas dotadas de nerviación paralela. Sin embargo, no aparece en las bennettitales que poseen rastros que pasan directamente de la estela a la base foliar.

La raíz primaria de las cicades es grande, especialmente en la plántula. Las raíces adultas

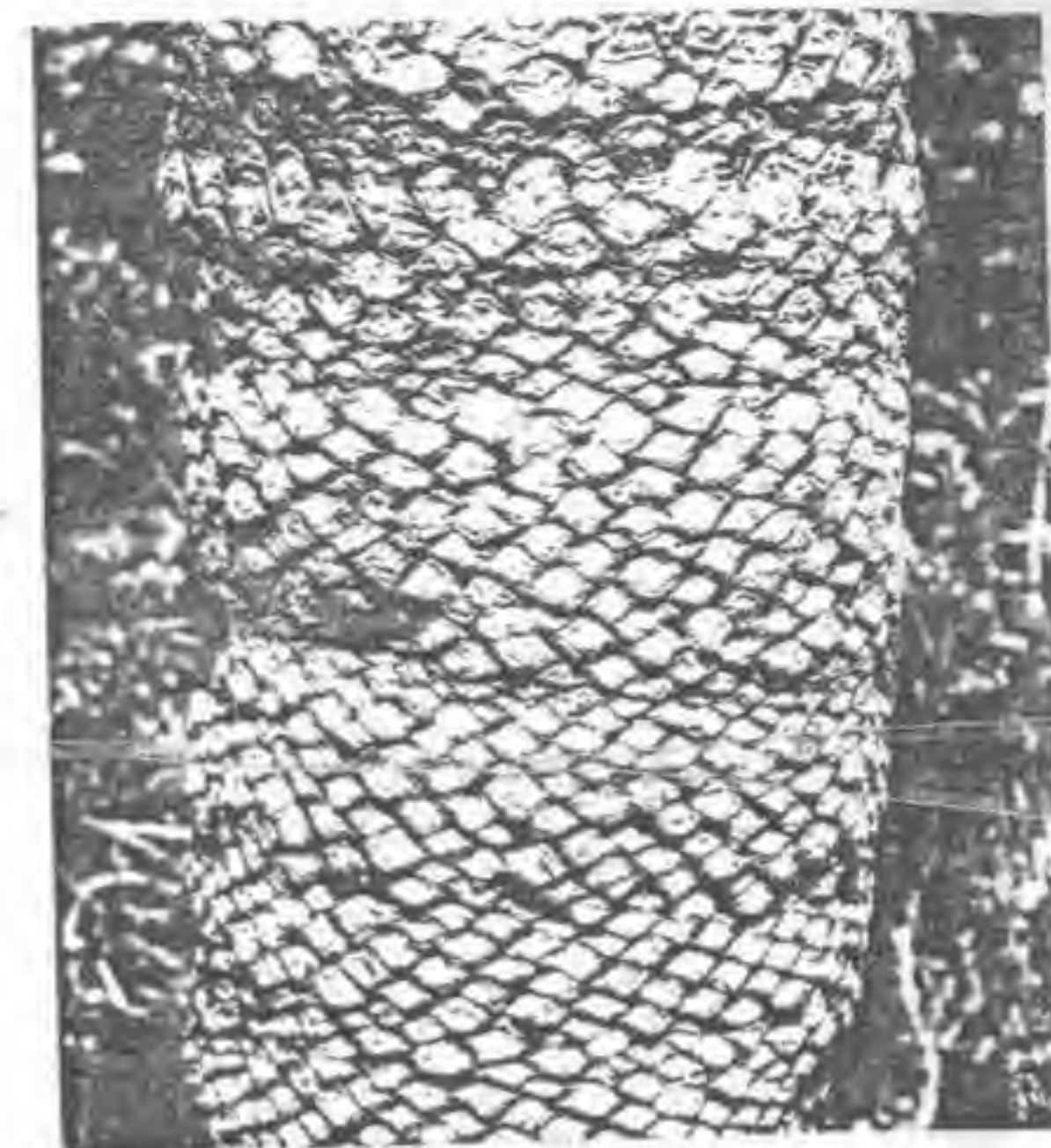


FIGURA 23-7 Tronco de *Dioon spinulosum* con su apretado recubrimiento de bases de hojas, x 0,3. (Cortesía del Chicago Natural History Museum.)

alcanzan grandes longitudes; por ejemplo, se observó una raíz de *Dioon* que tenía un diámetro de 3 cm a 12 m del tallo. El tejido vascular primario es una protostela exarca que puede ser desde diarca hasta tetrarca. Es común que exista crecimiento secundario. Una característica notable es el geotropismo que se presenta ampliamente en las raíces. Al alcanzar la superficie del suelo, muchas raíces desarrollan grupos de nódulos. Al principio éstos contienen bacterias y después algas azules del género *Anabaena*. No se ha puesto en claro si estos nódulos tienen actividad asimiladora de nitrógeno o si simplemente ayudan a la asimilación.

Reproducción. En todos los cicades actuales excepto en *Cycas*, las unidades reproductoras están agrupadas en estróbilos o conos. Los ginostrobilos de *Cycas* y de *Dioon* son parecidos a verdaderos estróbilos. Todos los géneros son completamente dioicos.

La mayoría de los cicadofitos presentan los estróbilos en el ápice del tallo, pero por lo menos en dos géneros están implantados lateralmente y fijos a las axilas de las hojas. Es frecuente que sean extremadamente largos y pesados; en *Macrozamia denisonii*, son típicos conos con semillas (ginostrobilos) de más de 70 cm de longitud y más de 30 kg de peso. En la mayoría de los cicades los conos de semillas son claramente mayores que los conos políferos (androstróbilos).

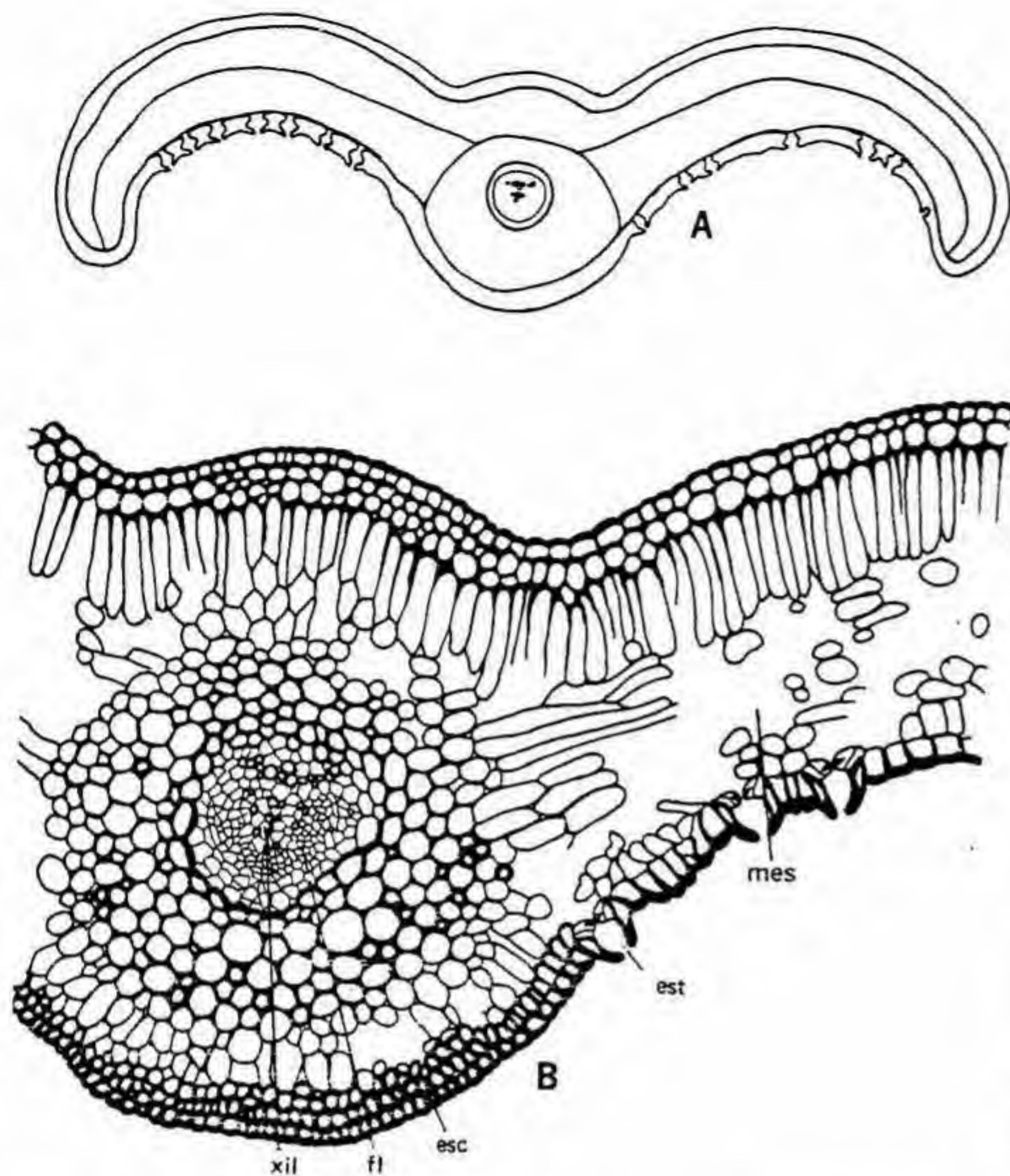


FIGURA 23-8 Hoja de *Cycas revoluta*: A, corte transversal de una hoja, mostrando el haz vascular y diversos estomas, X 35; B, detalle de la organización celular de una parte del corte transversal de la hoja, X 80, mes, mesofilo; fl, floema; esc, esclerénquima; est, estoma; xil, xilema.

Los conos políniferos están sostenidos individualmente o en pequeños grupos sobre el ápice del tallo (fig. 23-12). Cada cono está formado por muchos androsporofilos dispuestos en espiral sobre un eje central. Los esporofilos son en general estrechos en el punto de inserción y se ensanchan en la parte distal. De ordinario están orientados en filas verticales (fig. 23-12 A). Cada esporofilo posee grupos de androsporangios reunidos a cada lado de una quilla media. Estos grupos se han denominado soros y contienen de uno a cinco esporangios, según el género. El número total de esporangios por esporofilo varía de 28 en *Zamia* a más de 1000 en *Cycas*.

Cada androsporangio está sostenido por un corto pedúnculo y su desarrollo es de tipo eusporangiado. Después de divisiones repetidas de las células iniciales se producen varias capas de células. Las internas se transforman en células madres de las esporas, mientras que las capas externas se desarrollan formando el tapete y la pared esporangial. Durante el desarrollo de la andróspora, las células madres, el tapete y las células de la pared interna se rompen, formando un protoplasma multinucleado que sirve como fuente de alimento para las andrósporas en curso de maduración.

Después de la meiosis de las células madres

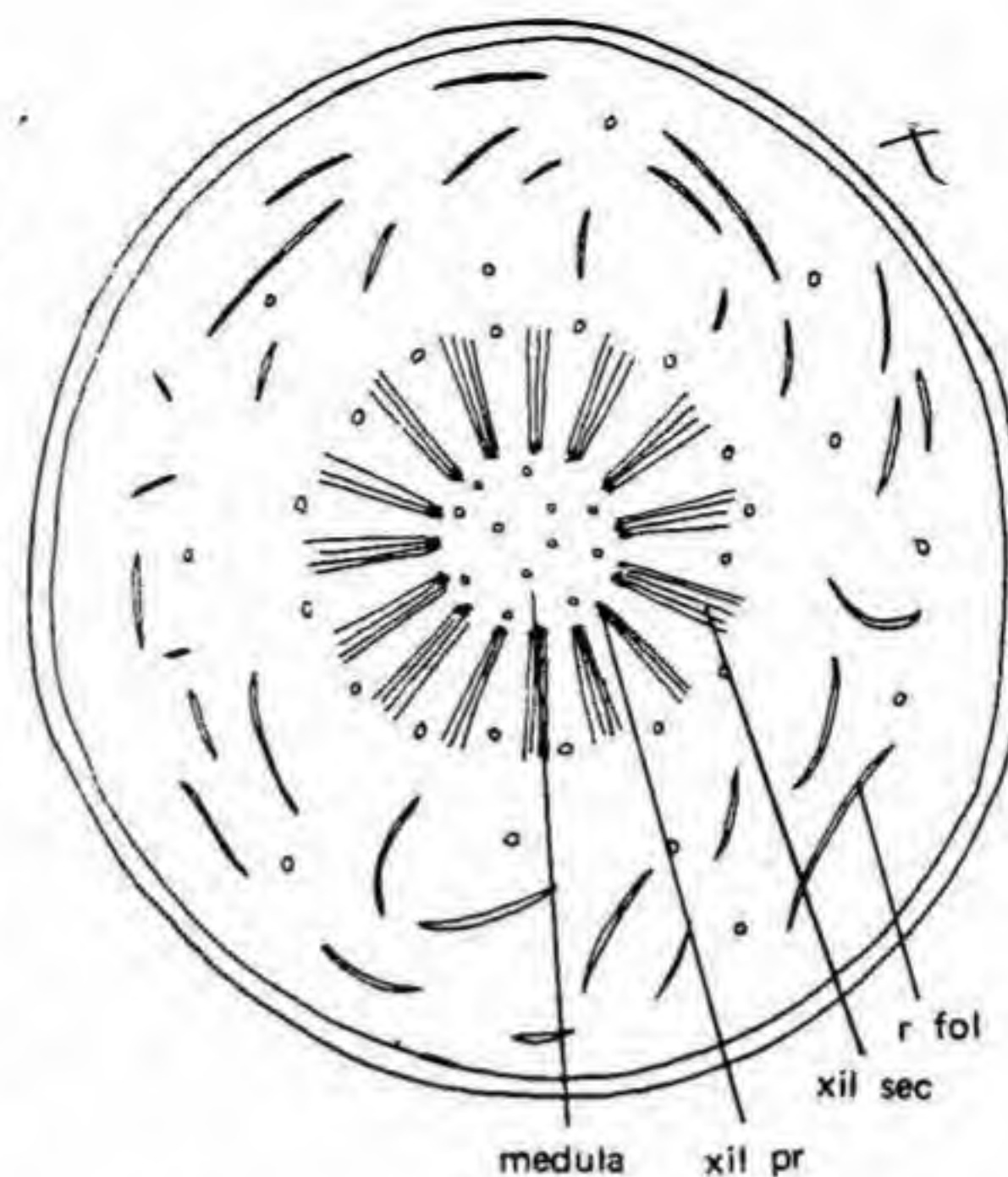


FIGURA 23-9 Corte transversal de un tallo de cicadal mostrando la medula, xilema primario (xil pr), xilema secundario (xil sec), y rastros foliares oblicuos (r fol) en el córtex, X 1. (De *Morphology of Gymnosperms*, de J. M. Coulter y C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1910 y 1917.)

de las esporas, las andrósporas se diferencian endosporicamente formando el gametófito (fig. 23-13). La célula androspórica se divide en una pequeña célula protalial y el gran primordio anteridial central. El primordio anteridial se divide a continuación para formar una pequeña célula generativa que se encuentra situada frente a la célula protálica, y una gran célula tubular que se encuentra localizada en posición central.

En esta fase de maduración los androgametófitos inmaduros se desprenden del gametófito en forma de granos de polen. Los granos de polen de la mayoría de los cicadófitos son esféricos o elípticos, con una sola cicatriz sobre una superficie (fig. 23-13 F). Se producen en gran número y en general son dispersados por el viento.

Cuando un grano de polen queda atrapado por el exudado polínico existente junto al micropilo de un óvulo, empieza a producirse un desarrollo posterior del gametófito. A partir del surco del grano de polen empieza a evaginarse un tubo polínico; éste crece gradualmente hacia el interior de la nucela del óvulo, actuando a modo de haustorio. Al mismo tiempo, el núcleo del

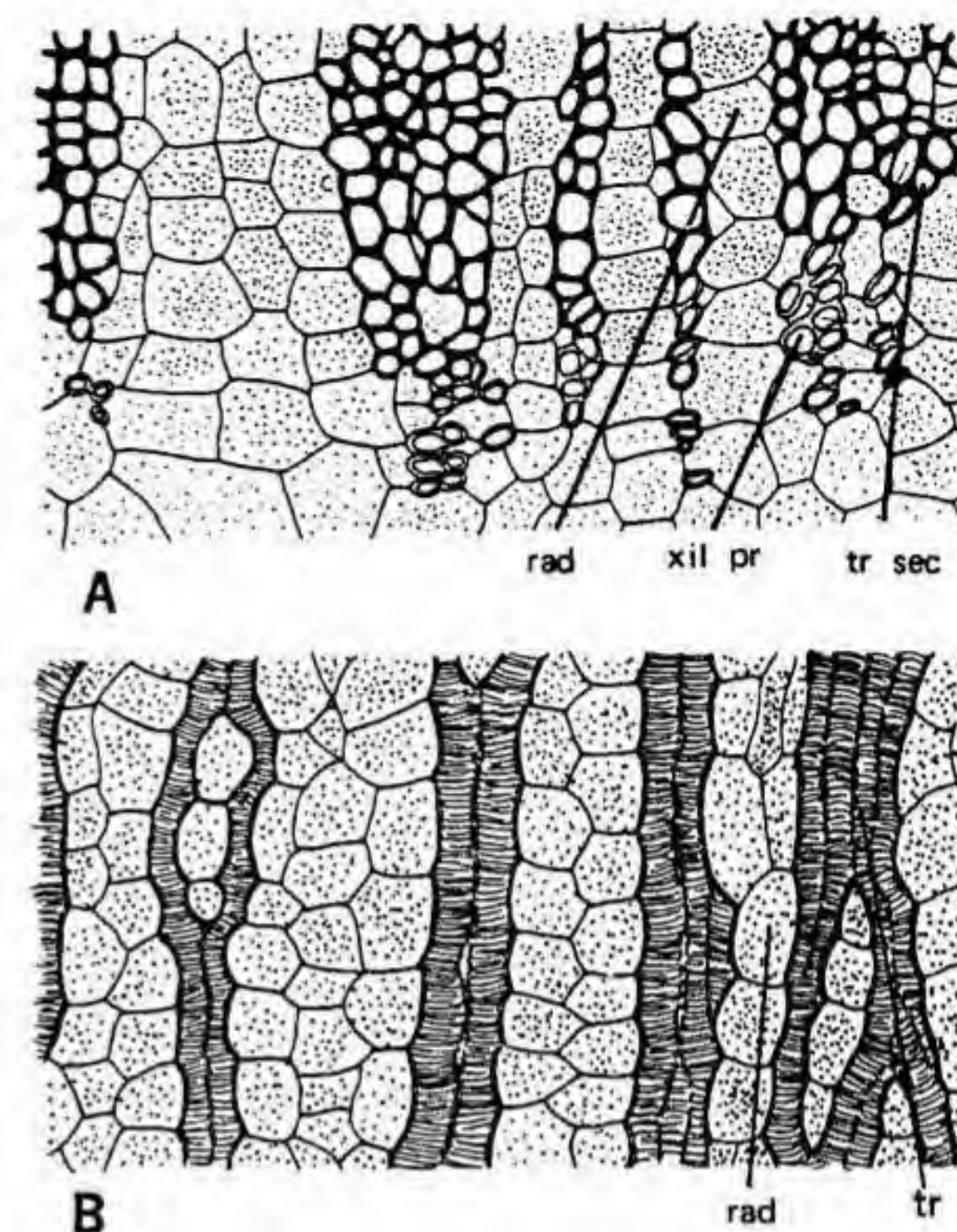


FIGURA 23-10 Tejido vascular de un tallo de cicadal: A, parte del corte transversal con las traqueidas del xilema primario (xil pr) en blanco, traqueidas secundarias (tr sec) y radios, X 70; B, porción de un corte longitudinal mostrando las punteaduras, los engrosamientos de las traqueidas (tr) y los radios (rad), X 70.

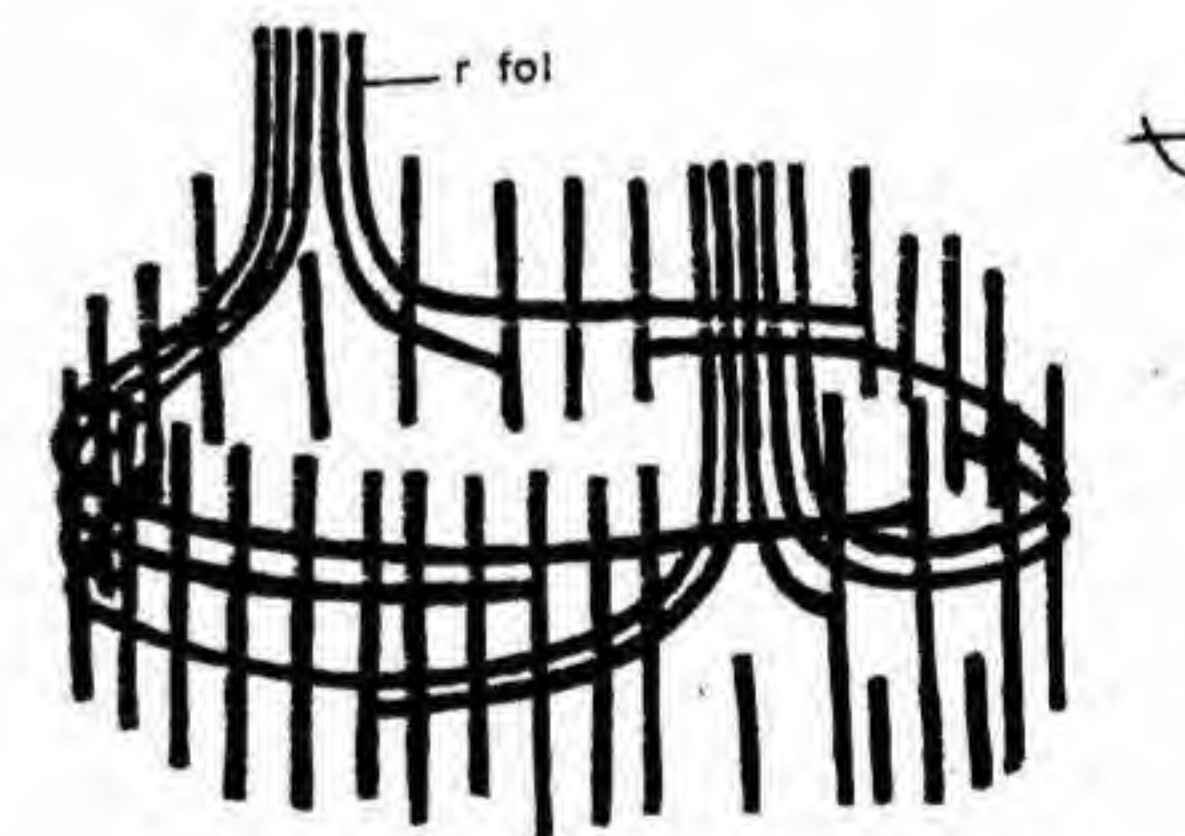


FIGURA 23-11 Disposición vascular del tallo de cicadal mostrando el "ceñido" de los rastros foliares (r fol), X 0,3. (Según Dorety, con permiso de *The Botanical Gazette*.)

tubo emigra hacia la parte basal del tubo polínico. La base hinchada se extiende hacia la cámara polínica formada por la disolución de las células nucelares. La célula generativa también se divide para formar dos células: una célula estéril que se

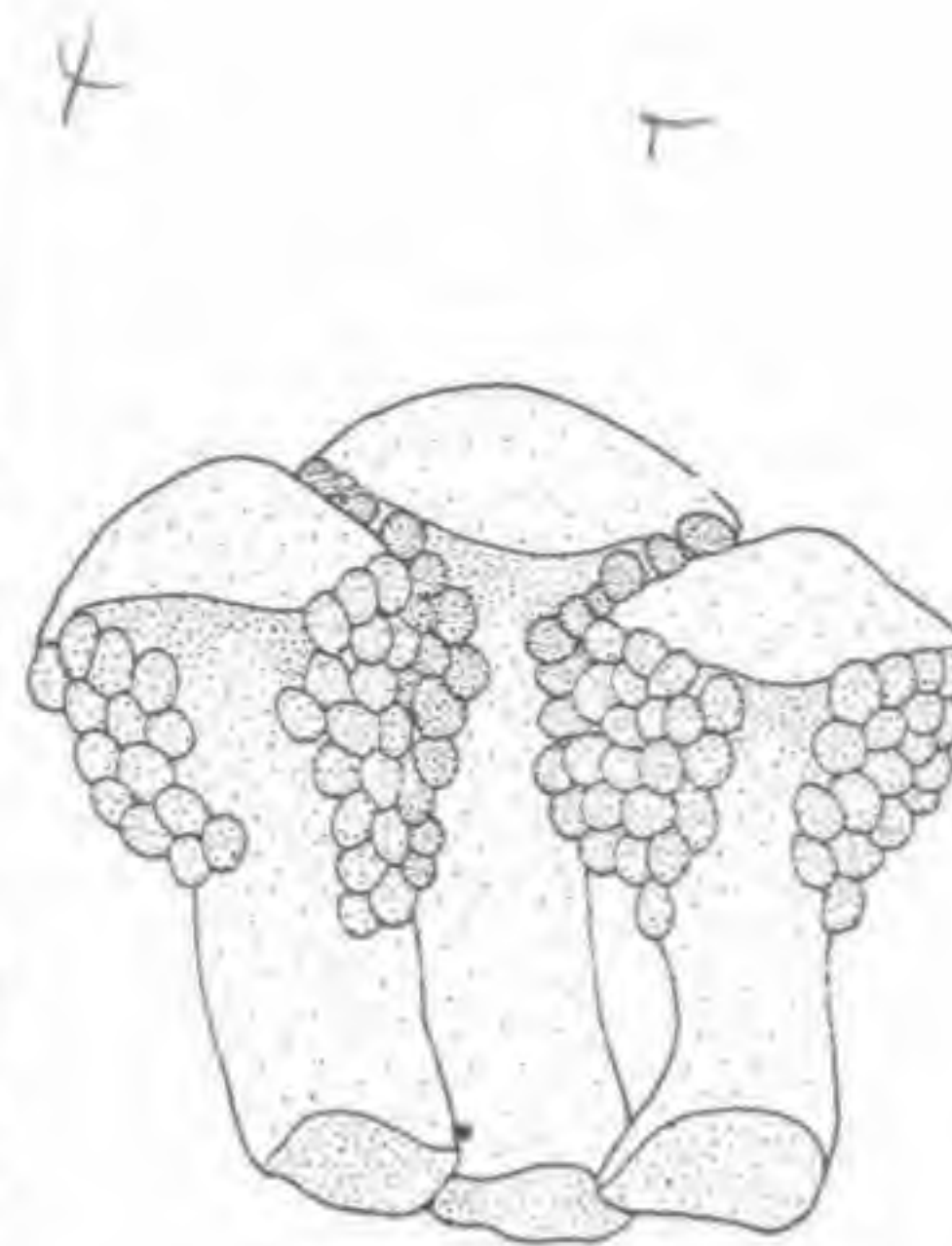
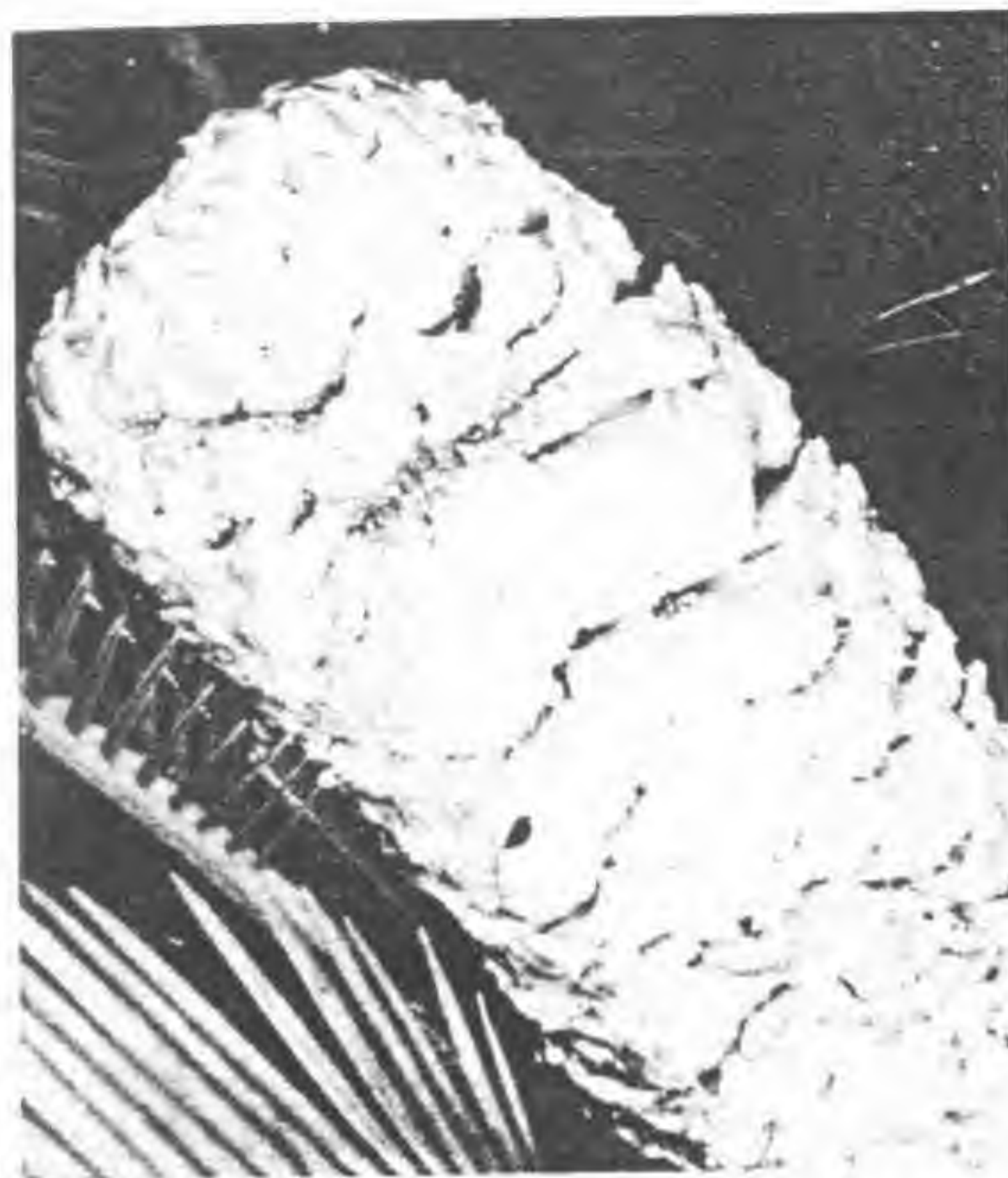


FIGURA 23-12 A, androstróbilo de *Dioon* mostrando filas verticales de androsporofilos y esporangios sobre la superficie abaxial de los esporofilos, x 0.4; B, tres androsporofilos de *Zamia*, mostrando sacos polínicos densamente implantados sobre la superficie abaxial, x 5.

desarrolla cerca de la célula protélica, y una célula andrógena próxima a la base del tubo polínico (fig. 23-13 C). Al final, la célula andrógena sufre una división única para formar dos androgametos o células espermáticas (fig. 23-13 E).

El desarrollo del androgameto es interesante. Inmediatamente antes de la división nuclear, se forman sobre partes opuestas del núcleo dos densos cuerpos con brazos radiales. Son los blefaroplastos (fig. 23-13 D). A medida que la célula andrógena se alarga, los blefaroplastos se desplazan 90° hasta colocarse en ángulo recto con el eje longitudinal del tubo polínico. A medida que los dos núcleos del androgameto se separan, los blefaroplastos se disgregan en gránulos que se disponen en espiral alrededor del cuerpo del núcleo. Luego se diferencian formando la banda espiral de flagelos de los gametos.

Los androgametos empiezan a moverse cuando todavía están encerrados en el cuerpo de la célula. Al principio, están pegados entre sí y van saltando por el interior al empezar a moverse los flagelos. Los gametos pulsan y se mueven de

forma ameboide, reespiralizándose bruscamente cuando sus ápices entran en contacto con la pared del tubo. Transcurrida aproximadamente una hora se separan, y después de otra media hora escapan al interior del tubo polínico. Se desplazan en línea recta por rotación sobre su eje longitudinal, y se mueven hacia arriba y hacia abajo por el interior del tubo. Al final, la pared lateral del tubo polínico se hincha y estalla, descargando los dos gametos junto con fluido citoplasmático.

Todos los cicadófitos, con la excepción de dos géneros, tienen conos seminíferos compactos constituidos por ginospórofilos dispuestos en espiral (fig. 23-14). *Cycas* posee una roseta de esporofilos que se parecen a hojas pinnadas reducidas. En *Dioon*, el ginostrobilo contiene esporofilos enteros dispuestos laxamente. Esta reducción de la complejidad de los ginospórofilos viene acompañada por otra reducción en el número de óvulos desde seis a ocho en *Cycas* a dos en la mayoría de los otros géneros. Se considera esto como reducción que refleja una tendencia evolutiva.

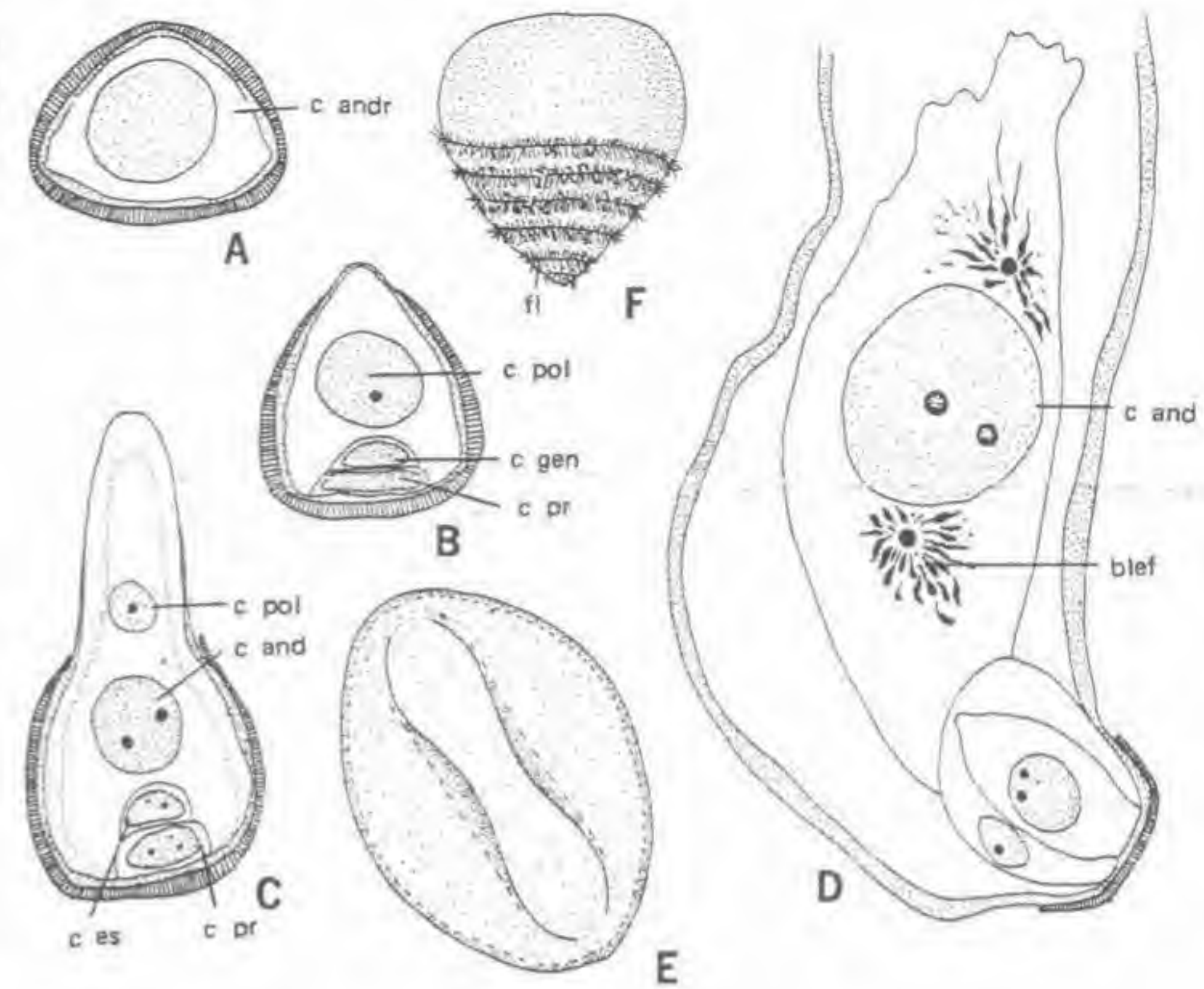


FIGURA 23-13 El androgametófito de las cicadales: A, grano de polen unicelular, con una célula androsporal (*c andr*), x 900; B, grano de polen con una célula protálica (*c pr*), una célula generativa (*c gen*), y una célula del tubo polínico (*c pol*) y con el tubo polínico en la primera fase de su formación (parte superior), x 900; C, fase más avanzada de la maduración del androgametófito, con una célula protálica (*c pr*), una célula estéril (*c es*), una célula andrógena (*c and*) y una célula del tubo polínico (*c pol*), x 900; D, androgametófito casi maduro mostrando dos núcleos androgaméticos en la célula andrógena (*c and*), y dos blefaroplastos (*blef*), x 350; E, aspecto externo del grano de polen de *Zamia*, con un surco (sucus) sobre la cara distal, x 1000; F, un androgameto aislado con flagelos (*fl*) dispuestos en espiral, x 1000. (A-D, según Chamberlain, con permiso de *The Botanical Gazette*; F, según Webber.)

Los óvulos son de ordinario sésiles, o se encuentran fijados por pedúnculos muy cortos sobre la superficie adaxial de los ginospórofilos. En la mayoría de los casos, los óvulos están orientados con el micrópilo dirigido hacia el eje central (fig. 23-15 A, D). El tamaño de los óvulos varía desde 6 cm en algunas especies de *Cycas* y de *Macrozamia* hasta tamaños de 5 mm en *Zamia pygmaea*.

Las estructuras esenciales de un óvulo pueden ser mejor observadas en una sección longitudinal sagital (fig. 23-16). Al principio, la masa central blanca es la nucela (ginosporangio). Esta está rodeada por un integumento que comprende tres capas distintas: una capa intermedia pétrea con una capa carnosa a ambos lados. El tejido

carnoso interno queda fuertemente resorbido durante el desarrollo del gametófito, pero una parte de él queda en forma de una capa papirácea. Por la base del integumento penetran dos filamentos vasculares: cada uno de ellos se ramifica para dar filamentos que penetran tanto en la capa carnosa interna como en la externa.

Dentro de la región central del ginosporangio, una célula madre de las ginósporas sufre la meiosis para formar cuatro ginósporas que originarán la generación gametofítica (fig. 23-17 A-C). Las cuatro ginósporas están normalmente dispuestas en una tétrada lineal en el interior del ginosporangio. De ordinario sólo la ginóspora basal es funcional, mientras que las otras tres degeneran. En su germinación las ginósporas siguen fases

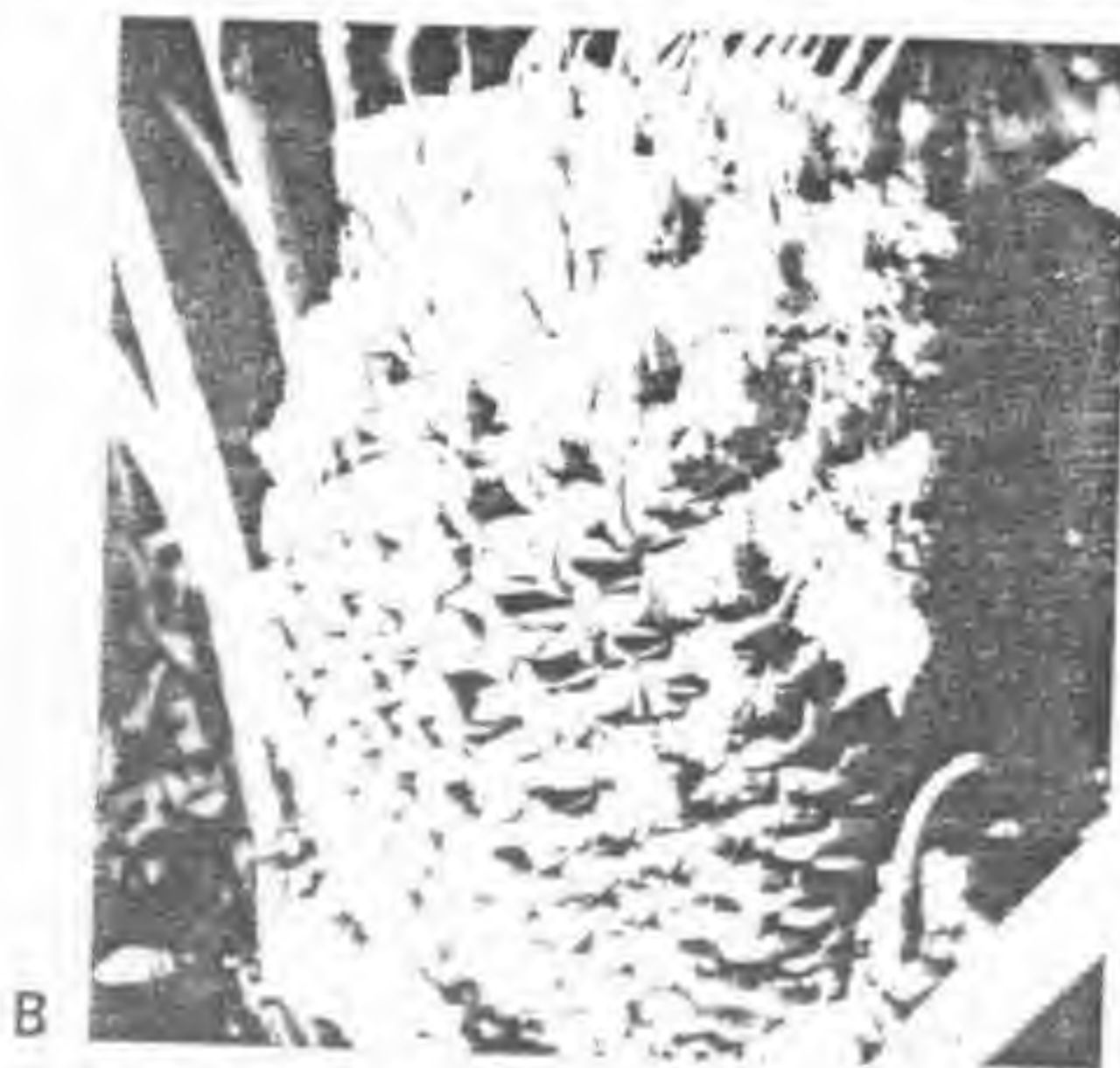


FIGURA 23-14 Ginostróbilos de cicadales: A, ginostróbilos de *Encephalartos* implantado en el ápice del tallo, x 0,14; B, un ginostróbilos erecto de *Macrozamia*, x 0,5.

muy parecidas a las de una planta productora de esporas libres como *Selaginella*. Cada ginóspora funcional aumenta marcadamente de tamaño, sufriendo muchas divisiones nucleares (fig. 23-17 D, E). Al mismo tiempo, las células del ginosporangio que se encuentran alrededor son digeridas, con lo cual aportan suficiente espacio y sustancias nutritivas para la ginóspora en crecimiento. Al llegar al desarrollo máximo, el gametófito li-

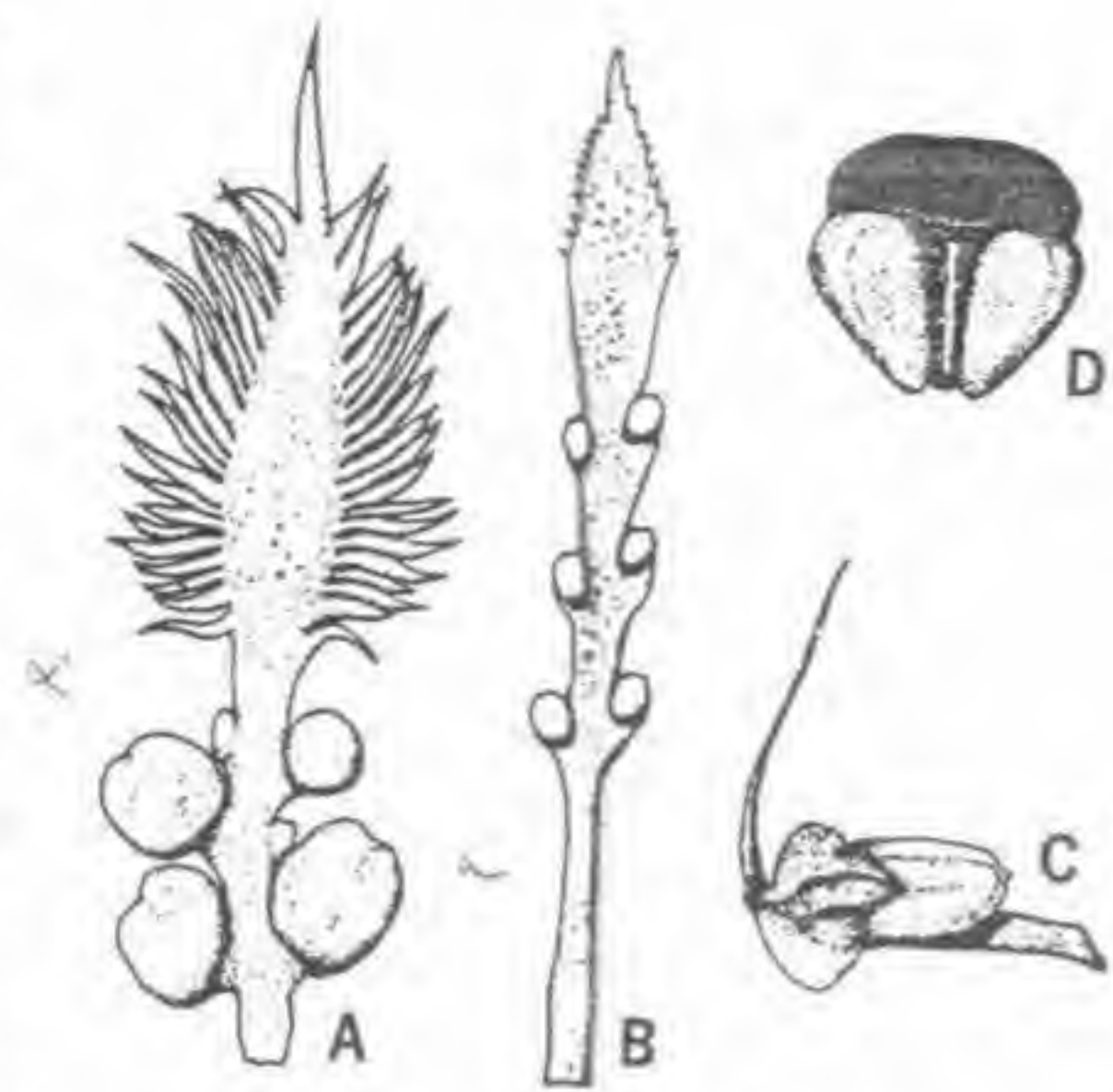


FIGURA 23-15 Ginostróbilos de cicadales: A, semillas fijadas a un limbo foliáceo del esporofilo de *Cycas revoluta*, x 0,2; B, semillas y esporofilo de *Cycas circinalis*, x 0,2; C, un ginostróbilos de *Macrozamia* con una corta protuberancia espiciforme, x 0,2; D, esporofilo de *Zamia* mostrando su esporofilo peltado y poco complejo, x 0,6. (Según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

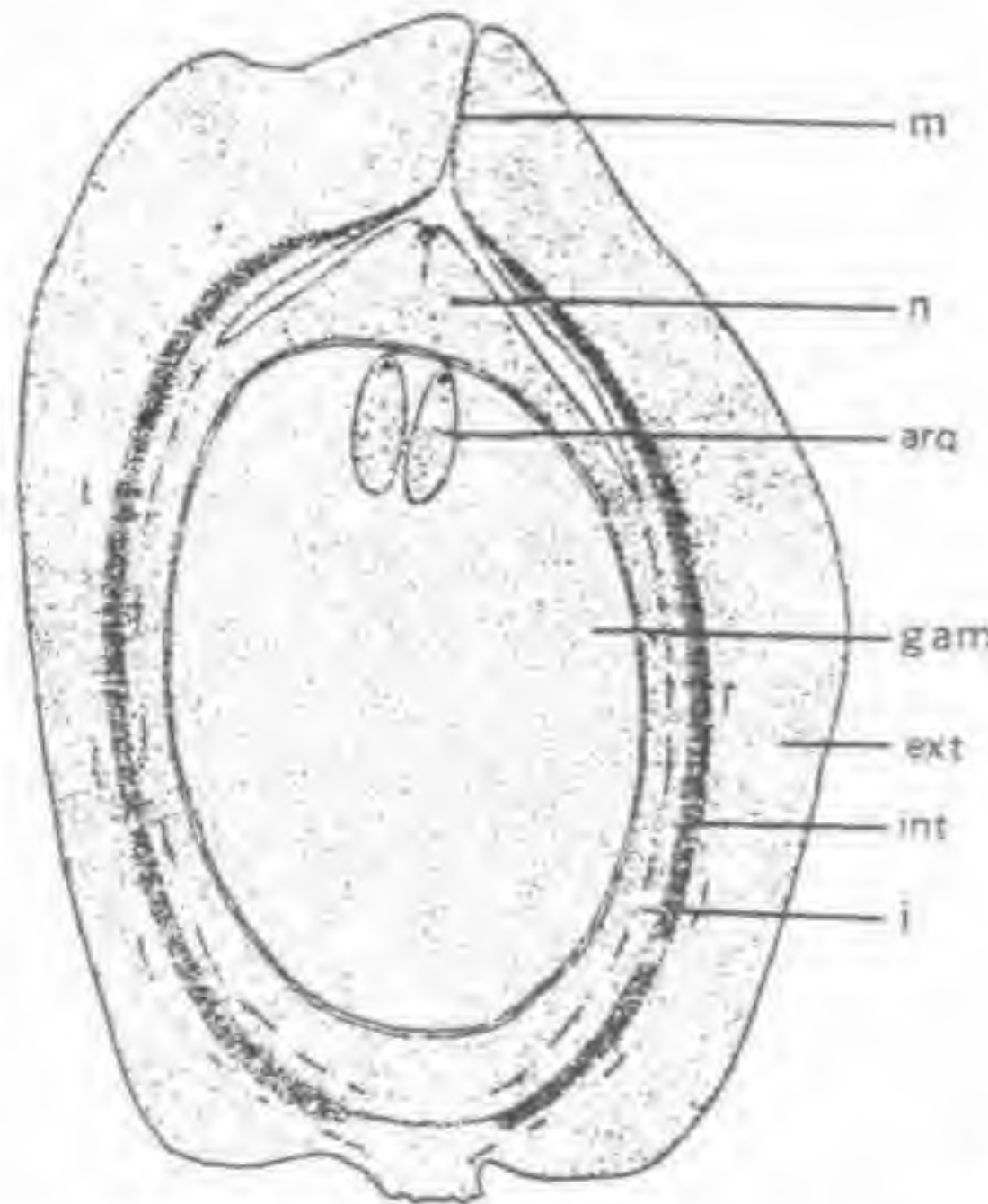


FIGURA 23-16 Corte longitudinal de una semilla de *Zamia*, mostrando el gametófito (*gam*), arquegonios (*arq*), nucela (*n*), integumento (*i*), capa intermedia pétrea del integumento (*int*), capa integumentaria carnosa externa (*ext*) y micrópilo (*m*), x 4. (Según Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

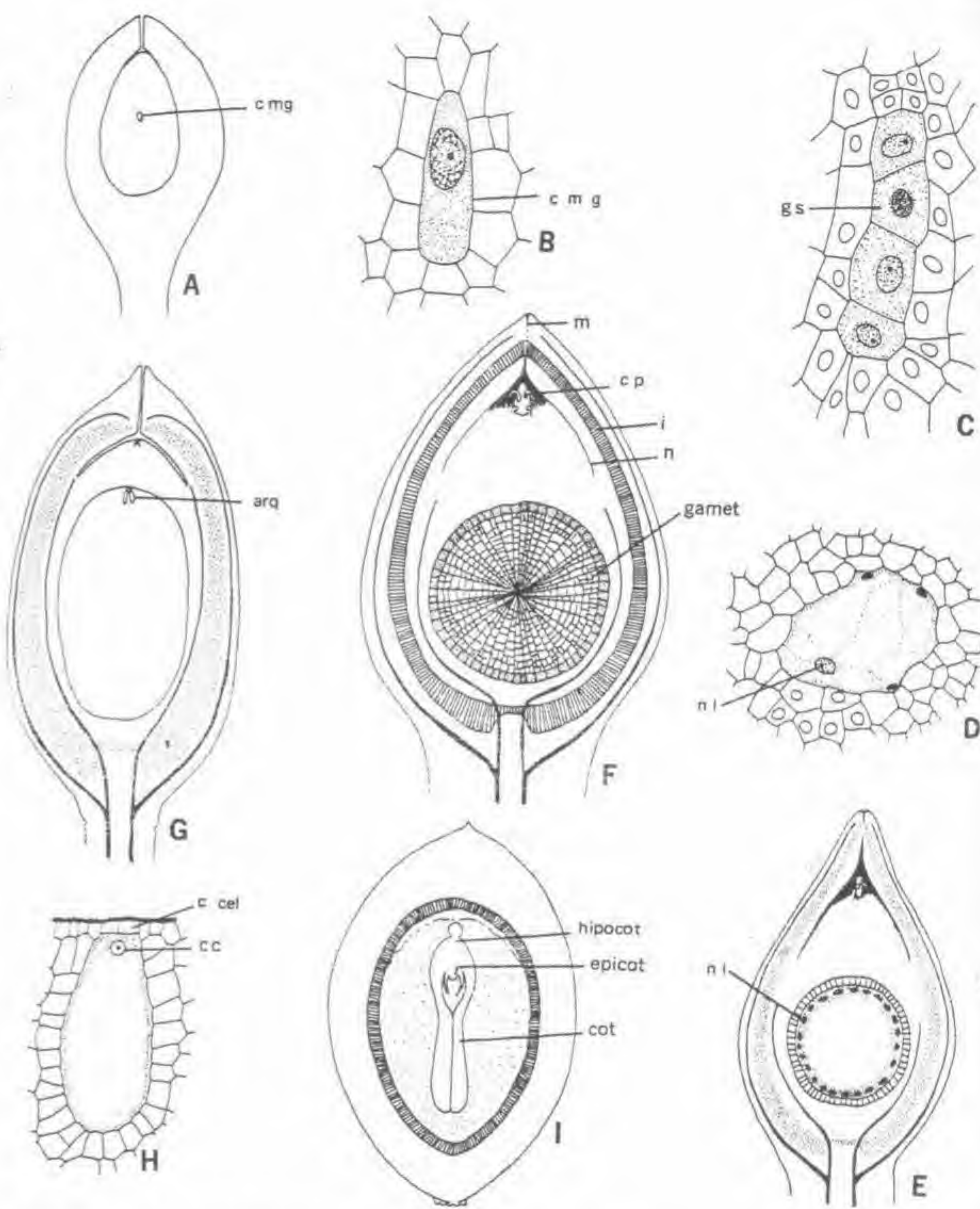


FIGURA 23-17 Desarrollo del gínogametófito de las cicadales: A, célula madre de las ginósporas en la nucela, x 150; B, célula madre de la ginóspora aumentada, x 250; C, tétrada de ginósporas, x 900; D, cuatro núcleos de la fase de núcleos libres, x 600; E, núcleos libres situados en la periferia del gametófito, x 4; F, gínogametófito una vez todos los núcleos se han rodeado de las membranas correspondientes, x 6; G, dos arquegonios en el extremo micropilar del gametófito, x 6; H, un arquegonio aislado, donde puede verse la gran célula central, dos pequeñas células del cuello y el tejido gametofítico que la rodea, x 50; I, un embrión aislado mostrando dos cotiledones, dos primordios foliares, epicótulo e hipocótulo, x 4. *arq*, arquegonios; *c c*, célula central; *cot*, cotiledón; *epicot*, epicótulo; *n l* núcleos libres; *c m g*, célula madre de la ginóspora; *gamet*, gínogametófito; *gs*, ginóspora; *hipocot*, hipocótulo; *i*, integumento; *m*, micrópilo; *n*, nucela; *c cel*, célula del cuello; *c p*, cámara polínica. (B-D, según Smith, con permiso de *Botanical Gazette*; E-I, *The Living Cycads* por C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1919.)

brememente nucleado llena la mayor parte del ginosporangio original. Los muchos núcleos libres se encuentran suspendidos en un citoplasma acuoso, y se reúnen en la periferia del gametófito. La principal diferencia entre éstos y los de *Selaginella* consiste en la retención del gametófito y del esporangio dentro del integumento.

Después de completarse la división de los núcleos libres, se forman paredes celulares alrededor de éstos (fig. 23-17 F). La formación de las membranas parte de la periferia y continúa en dirección centripeta hasta alcanzar todos los núcleos. El tejido así formado es el ginogametófito, que produce arquegonios hacia el extremo del micrópilo y más tarde actúa como un tejido nutritivo para el desarrollo del embrión (fig. 23-16).

En la mayoría de los géneros, los arquegonios se desarrollan a partir de los primordios arquegoniales superficiales del extremo micropilar del gametófito (fig. 23-17 G): maduran de uno a cuatro grandes arquegonios. Estos están orientados con sus cortos cuellos dirigidos hacia el interior de una cámara arquegonial que se forma entre el tejido del gametófito y la nucela. Al llegar a la madurez cada arquegonio posee dos células del cuello (una característica de todos los cicadófitos), un núcleo del canal ventral y un núcleo ovular (fig. 23-17 H). En la mayoría de los casos no se forma membrana alguna entre los núcleos del canal ventral y el del huevo. La capa de células gametofíticas que encierra el huevo constituye una pared y su función consiste en transferir sustancias nutritivas desde el gametófito al huevo. Esto se facilita por la acción de filamentos haustoriantes que se extienden desde el citoplasma del huevo, a través del plasmodesmo, hasta las células de la misma pared. Cuando el huevo ha llegado a su máximo desarrollo, mide más de 3 mm de longitud y es extremadamente turgente.

El núcleo del canal ventral es de vida corta y empieza a desintegrarse poco después de su formación. A continuación, el núcleo del óvulo se desplaza hasta ocupar una posición central y aumenta su tamaño hasta 0,5 mm en algunos casos. El citoplasma del huevo se hace muy denso y pierde su aspecto vacuolizado. Al mismo tiempo, el tejido de la nucela que se encuentra entre la cámara polínica y la cámara arquegonial se disgrega, formando un paso continuo. En esta fase, el huevo está maduro y preparado para ser fecundado (fig. 23-18). Como ya se mencionó más arriba, el tubo polínico hinchado estalla,

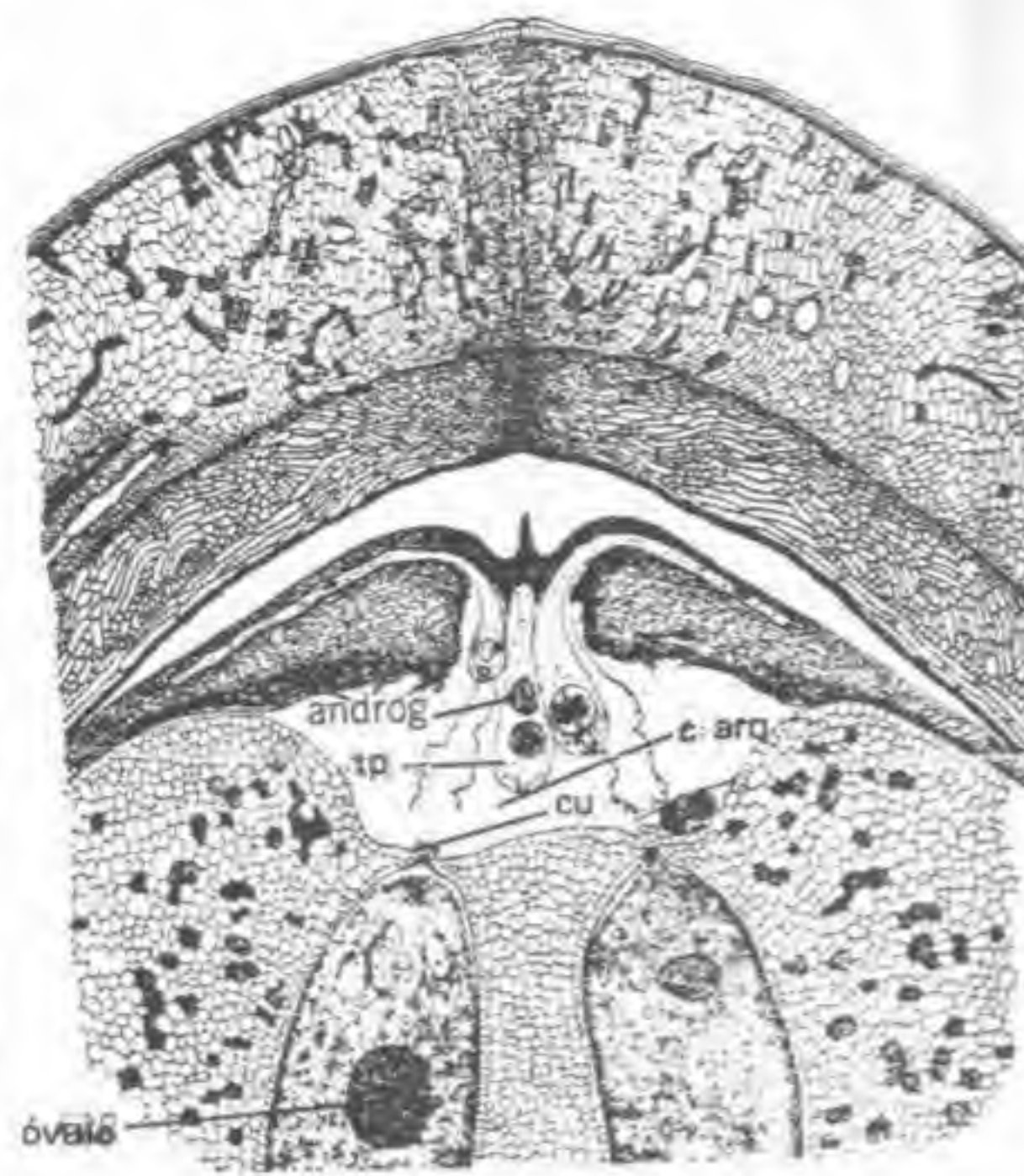


FIGURA 23-18 Corte vertical del óvulo de una cicada inmediatamente antes de la fecundación, mostrando varios tubos polínicos y dos arquegonios a punto para recibir androgametos. *androg*, androgameto; *c. arg.*, cámara arquegonial; *cu*, cuello; *tp*, tubo polínico. (De *The Living Cycads*, por C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1919.)

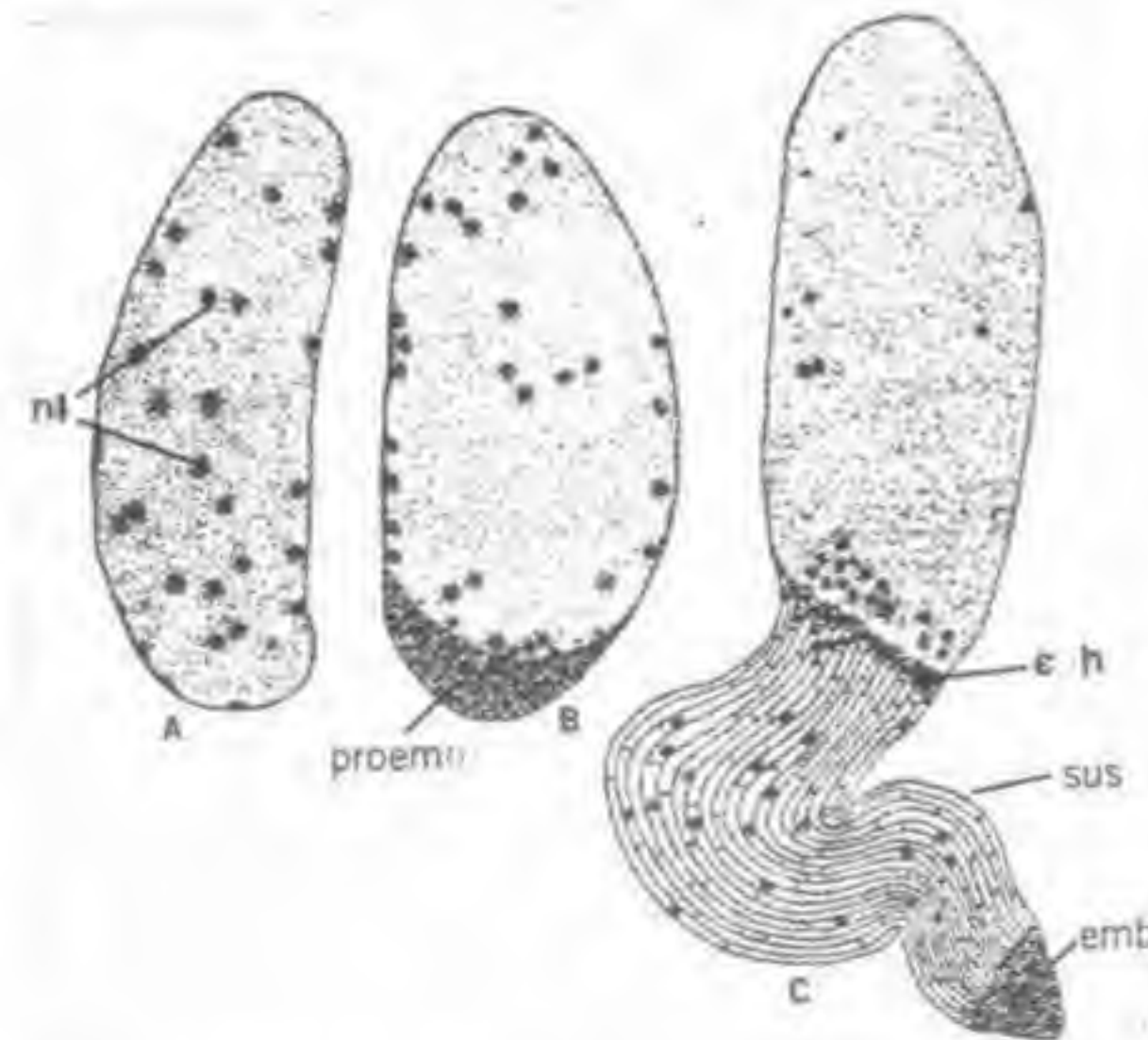


FIGURA 23-19 Primeras fases de la embriogénesis de una cicada: A, fase de núcleos libres, X 16; B, células situadas en el extremo correspondiente a la calaza, formando el proembrión, X 16; C, células embrionarias situadas en la parte apical, células suspensoras en la parte central y células haustoriales cerca de los núcleos libres, X 16. *emb*, células embrionarias; *nl*, núcleos libres; *ch*, células haustoriales; *proem*, proembrión; *sus*, suspensor. (De Haupt, con permiso de McGraw-Hill Book Co.)

descargando los dos androgametos y el fluido citoplasmático a la cámara arquegonial. Al mismo tiempo, el contenido del huevo turgente se hincha hasta salir fuera de la cámara y los gametos penetran en el interior del cuello del arquegonio. Este proceso es algunas veces suficientemente violento como para arrancar la banda de flagelos del androgameto, que queda detrás del cuello. El núcleo del androgameto se desplaza entonces atravesando el citoplasma del huevo y se fusiona con el núcleo de éste, formando el cigoto. Después de la fecundación, el núcleo del cigoto sufre una serie de divisiones de los núcleos libres. Tiene lugar una serie de hasta seis o diez divisiones celulares, produciendo más de 1000 núcleos en algunas especies (fig. 23-19 A). En varios géneros, por ejemplo en *Cycas*, todos los núcleos quedan rodeados por membranas; en otros, como en *Dioon*, si bien se forman paredes alrededor de todos los núcleos, éstas pronto se desintegran, exceptuando las del extremo calácico del embrión en desarrollo; en otros, por ejemplo en *Zamia*, se forman membranas exclusivamente alrededor de los núcleos de la calaza. En todos los casos, las células del extremo calácico forman el proembrión, mientras que las del extremo micropilar aportan la reserva nutritiva (fig. 23-19 B).

El proembrión continúa proliferando, diferenciándose al final en tres zonas (fig. 23-19 C). Las células del extremo calácico forman un casquete que originará el embrión propiamente dicho; las células de la zona central se mantienen en condiciones meristemáticas y se alargan marcadamente para formar el suspensor; y unas pocas células micropilares situadas hacia el extremo micropilar funcionan a modo de haustorio, extrayendo sustancias nutritivas de las regiones superiores del ginogametófito.

Las células continúan alargándose, y se han citado casos de suspensores que alcanzan una longitud de 7 cm en *Ceratozamia*. A medida que el alargamiento va realizándose, el suspensor se enrolla en espiral y el embrión va siendo empujado cada vez más profundamente en el interior del tejido del gametófito. Mientras el embrión continúa alargándose, las células que rodean el gametófito se disgregan y le suministran materiales nutritivos. Aunque la mayoría de los cicadófitos presentan poliembriónia, normalmente sólo un embrión llega a madurar; los demás son digeridos

en forma caníbal en diversas fases de su desarrollo.

En la mayoría de los géneros, el embrión está formado por dos grandes cotiledones; éstos encierran un corto eje que comprende el hipocótilo y el epicótilo (fig. 23-17 I). Al llegar la germinación, la base de los cotiledones se alarga, formando un "nuevo" hipocótilo y empujando la radícula fuera del micrópilo. Los cotiledones se mantienen durante varias semanas o más en contacto con el fino gametófito, absorbiendo alimentos para el brote en proceso de desarrollo. Al final, el joven esporófito queda anclado en el suelo y adquiere vida independiente del suministro alimenticio procedente de las semillas.

Filogenia de las cicadales. Las cicadales, con un registro fósil que se remonta al Triásico inferior, parecen haber evolucionado a partir de las pteridospermas. Ambos grupos tienen hojas compuestas y pinnadas de forma parecida, la misma disposición de los estomas, y semillas íntimamente parecidas. Es más, en *Cycas*, y en grado menor en *Dioon*, las semillas se producen sobre ginospórofilos que de modo obvio representan hojas reducidas. Es probable que esto se haya producido a partir de una reducción de las características de las pteridospermas, en donde las semillas se forman sobre los segmentos terminales de las frondes. Entre las cicadas actuales, podemos distinguir una notable serie de reducción que parte de varias especies de *Cycas* pasando por *Dioon*, hasta *Zamia* y otros géneros dotados de ginospórofilos muy reducidos. Sin embargo, los cicadófitos presentan ya menos relaciones con las pteridospermas en lo que respecta a la anatomía del tallo, al ceñido de los rastros foliares, y a la disposición no sinangial de los androsporangios en los androstróbilos.

Durante el Paleozoico superior, parece probable que las cicadales y las bennettitales hubieran derivado las dos a partir de un complejo de helechos con semillas, aunque siguiendo dos caminos completamente distintos. Esta divergencia debe haber ocurrido muy prontamente, puesto que ambos órdenes son completamente distintos ya desde su primera aparición en el Mesozoico inferior. Las razones por las cuales los cicadófitos han persistido hasta la actualidad, mientras que las bennettitales se han extinguido en el Cretácico superior, son todavía oscuras.

- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 289-313.
- Arnold, C. A., *An Introduction to Paleobotany*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1947). Págs. 248-279.
- "Origin and Relationships of the Cycads". *Phytomorphology*, 3: 51-65 (1953).
- Chamberlain, C. J., *The Living Cycads*. Chicago: University of Chicago Press (1919).
- *Gymnosperms: Structure and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press (1935). Págs. 1-164.
- Delevoryas, T., "Investigations of North American Cycadeoids: *Monanthesia*". *Am. J. Bot.*, 46: 657-666 (1959).
- *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston, Inc. (1962). Págs. 128-148.
- "Investigations of North American Cycadeoids: Cones of *Cycadeoidea*". *Am. J. Bot.*, 50: 45-58 (1963).
- Florin, R., "Studien über die Cycadales des Mesozoikums Nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales". *K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Ser. 3, 12(5): 1-134 (1933).
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., Jr., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 337-370.
- Harris, T. M., "Cones of Extinct Cycadales from the Jurassic Rocks of Yorkshire". *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 231B: 75-98 (1941).
- Thomas, H. H. y Bancroft, N., "On the Cuticle of Some Recent and Fossil Cycadean Fronds". *Trans. Linn. Soc. Lond.*, Ser. B, Botany, 8: 155-204 (1913).
- Wieland, G. R., "Distribution and Relationships of the Cycadeoids". *Am. J. Bot.*, 7: 125-145 (1920).

24

DIVISIÓN GINKGÓFITOS

Esta división de plantas vasculares está representada en la flora actual por una sola especie, *Ginkgo biloba*. Este es el único superviviente de un grupo de plantas que se originó probablemente a finales del Paleozoico, y se extendió ampliamente llegando a ser moderadamente abundante durante los tiempos del Mesozoico medio. En compañía de otros grupos que tuvieron importancia durante el Mesozoico, los ginkgófitos disminuyeron tanto en número de taxones como en individuos en el transcurso del Terciario.

Aunque los antecesores de los ginkgófitos nos son desconocidos, estas plantas parecen tener características en común tanto con los cicadófitos como con las coníferas. Sin embargo, la estructura general es completamente distinta, y es muy posible que los ginkgófitos evolucionaran a partir de antecesores productores de semillas distintos de los que dieron por evolución los cicadófitos o las coníferas.

La planta más antigua que se atribuye con suficiente confianza al grupo de los ginkgófitos es *Trichopitys* procedente del Pérmico inferior de Francia (fig. 24-1 A). En reconstrucción, *Trichopitys* consiste en un pequeño eje portador de hojas de limbo estrecho y varias dicotomías. De las axilas de algunas hojas parten brotes fértiles que forman varias ramas terminadas en óvulos. El número corriente de óvulos por brote es de cuatro a seis, pero se han encontrado casos en que llegan a ser de veinte.

Prácticamente los únicos restos de ginkgófitos petrificados del Mesozoico medio son improntas de hojas. Se han distinguido aproximadamente unos 16 géneros, pero los más comunes son *Baiera* y *Ginkgoites*. Las hojas de *Baiera* tienen limbos estrechos y sésiles que se ramifican dicotómicamente (fig. 24-1 B). Las hojas de *Ginkgoites* poseen pecíolo, y sus limbos están ya sea recortados, ya sea enteros.

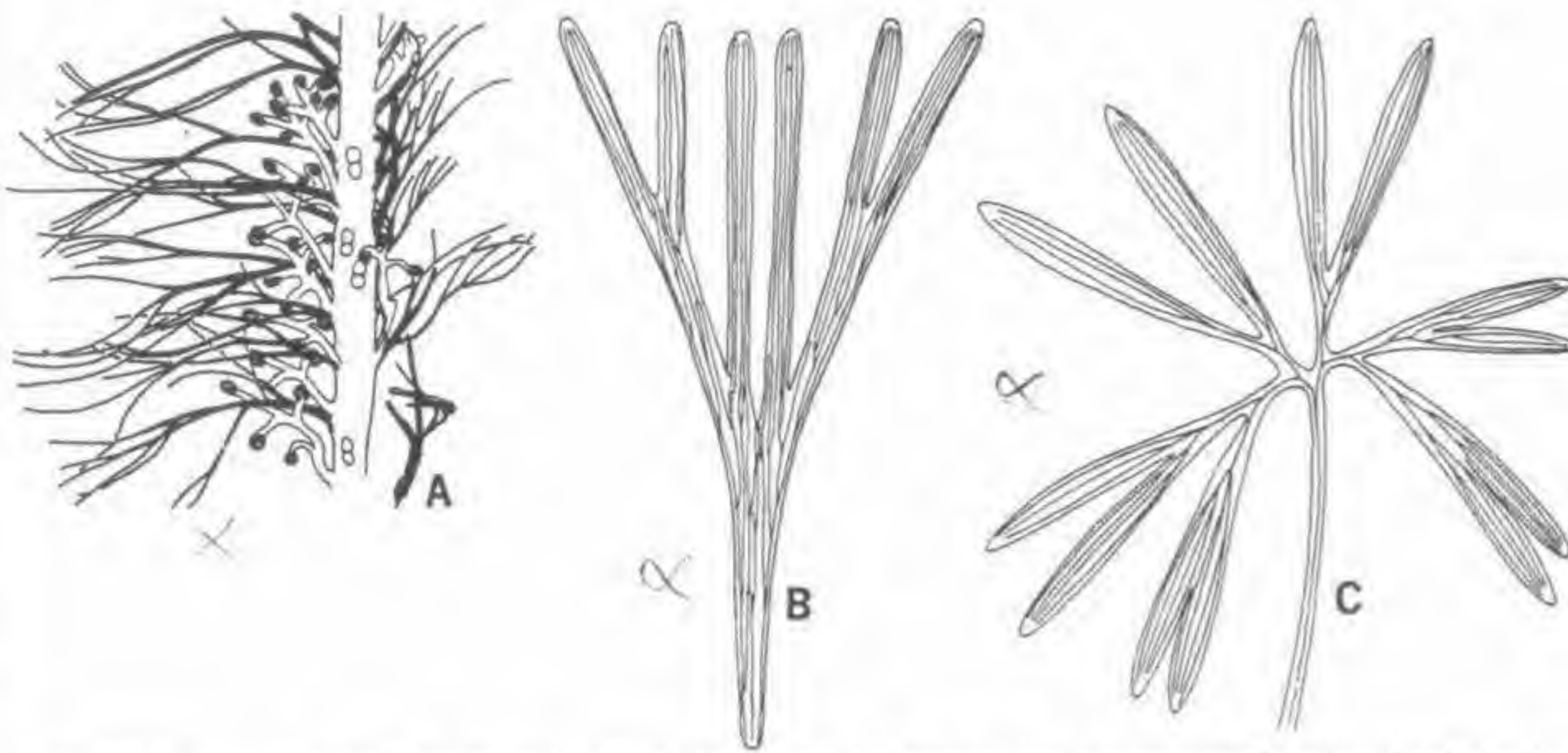


FIGURA 24-1 Hojas de ginkgofitos fósiles: A, *Trichopitys* del Pérmico, con ejes esporangíferos implantados en las axilas de hojas finamente laceradas, X 0,3; B, *Baiera*, con largos segmentos foliares dicotómicos, X 0,5; C, *Ginkgoites*, con dicotomías primarias, secundarias y terciarias del limbo, a partir del pecíolo, X 0,5. (A, según Florin, con permiso de *Acti Horti Bergiani*; B, C, según Heer.)

y provistos de lóbulos según la especie (fig. 24-1 C). En general, las hojas profundamente hendidas son más frecuentes en el Mesozoico inferior y medio, y las formas de hojas enteras lo son más en el Mesozoico superior y en el Terciario. Sin embargo, ambas formas se encuentran juntas en muchos depósitos del Mesozoico inferior y medio.

Aunque raramente se encuentran otros órganos pertenecientes a los ginkgofitos, la abundancia de diferentes formas de hojas es un índice de la gran diversidad que debió alcanzar este grupo durante el Mesozoico. Se admite en forma general que la mayoría, si no la totalidad de los ginkgofitos, eran árboles, pero hay pocos restos de tallos unidos a las diferentes formas de hojas.

GINKGO BILOBA. Esta especie se considera con frecuencia como un "fósil viviente" y es el único miembro superviviente de un antiguo linaje. Conocido al principio solamente en jardines de Asia Oriental, particularmente de China y de Japón, se ha comprobado en épocas recientes que aparece en forma espontánea en una pequeña región montañosa del Sudeste de China. Es dudoso si esta población es realmente indígena o si se ha formado a partir de individuos escapados de los jardines.

Los árboles del género *Ginkgo* han sido cultivados en diversos países del mundo desde el siglo noveno, y se han ido popularizando como árboles

ornamentales y de sombra. Se trata de una especie dioica, y para su cultivo se prefieren árboles con estambres debido a que en caso contrario la capa carnosa de las semillas se descompone, produciendo ácido butírico que pasa al aire confiriéndole un olor de mantequilla rancia. Al principio no era posible decir si una plántula correspondía a un árbol con estambres o con óvulos y los horticultores tenían que esperar a que la planta madurara antes de poder seleccionar los árboles con estambres. Sin embargo, diversas investigaciones sugieren que se podrían utilizar estudios citológicos para determinar el sexo desde las primeras fases del desarrollo.

Morfología y anatomía. Los árboles jóvenes de *Ginkgo* tienen un crecimiento monopódico, que les da una forma marcadamente piramidal (fig. 24-2 A). Sin embargo, a medida que maduran, el tronco principal pierde su preeminencia y las ramas laterales crecen hasta hacerse relativamente grandes y largas de modo que se obtiene una copa redondeada (fig. 24-2 B). Algunos árboles alcanzan una altura que se aproxima a unos 30 m y un diámetro del tronco superior a 1 m. Se trata de un árbol caducifolio, y las hojas aparecen ya muy avanzada la primavera, y se conservan bien hasta muy tarde en el otoño en latitudes medias.

Como en muchas de las coníferas, *Ginkgo* tiene dos clases de ramas, los brotes largos o macroblastos y los brotes cortos o braquiblastos.



FIGURA 24-2 *Ginkgo biloba*: A, árbol joven con la característica ramificación piramidal; B, árbol maduro con la copa redondeada.

Los macroblastos tienen un crecimiento indefinido, poseen hojas esparcidas y constituyen las ramas principales del árbol (fig. 24-3). Sin embargo, los braquiblastos tienen un crecimiento limitado, aumentando solamente unos pocos milímetros en longitud cada año; se forman sobre los macroblastos durante el segundo año de crecimiento y originan una roseta de hojas en su ápice. Las cicatrices de los antiguos pecíolos forman una espiral en relieve a su alrededor. Aunque los braquiblastos suelen mantenerse cortos y con hojas, en algunos casos uno de ellos se desarrolla repentinamente originando un macroblasto con hojas dispersas, con frecuencia a resultas de la herida de un macroblasto próximo. De forma parecida, el crecimiento de ciertos macroblastos puede verse frenado, pasando estos a braquiblastos. Existe una diferencia tajante en las cantidades relativas de tejidos producidos por los macro

y por los braquiblastos de la misma edad. Los macroblastos tienen una medula reducida, un ancho cilindro vascular, y un córtex delgado. En cambio, los braquiblastos tienen una medula ancha, un cilindro de xilema muy delgado y un córtex muy grueso (fig. 24-4 A, B).

El tejido vascular primario es dictiostélico, con los haces conductores situados alrededor de una medula estrecha, y emite rastros foliares y rameales (fig. 24-4). Alrededor del xilema primario el xilema secundario forma un cilindro grueso de filas radiales irregulares de traqueidas, de radios y de anillos de crecimiento débilmente definidos. Las traqueidas del xilema primario tienen engrosamientos helicoidales mientras que las del xilema secundario tienen una o dos filas de perforaciones areoladas, con crásulas entre ellas. En sección transversal, las traqueidas secundarias se diferencian de modo notable de las de la

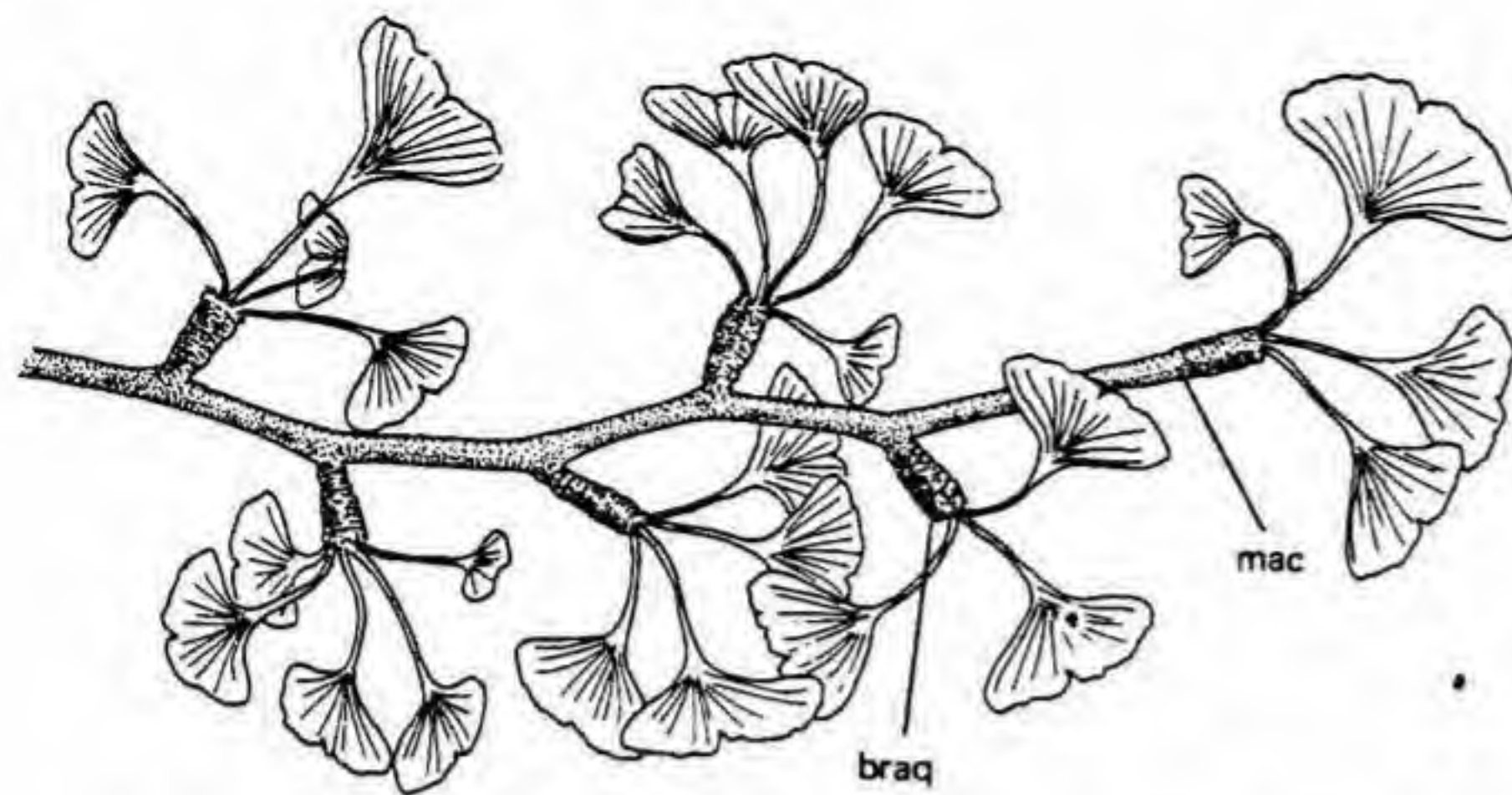


FIGURA 24-3 *Ginkgo biloba*. Parte de un macroblasto, con braquiblastos de hojas dispuestas en espiral, X 0,3. mac, macroblasto; braq, braquiblasto.

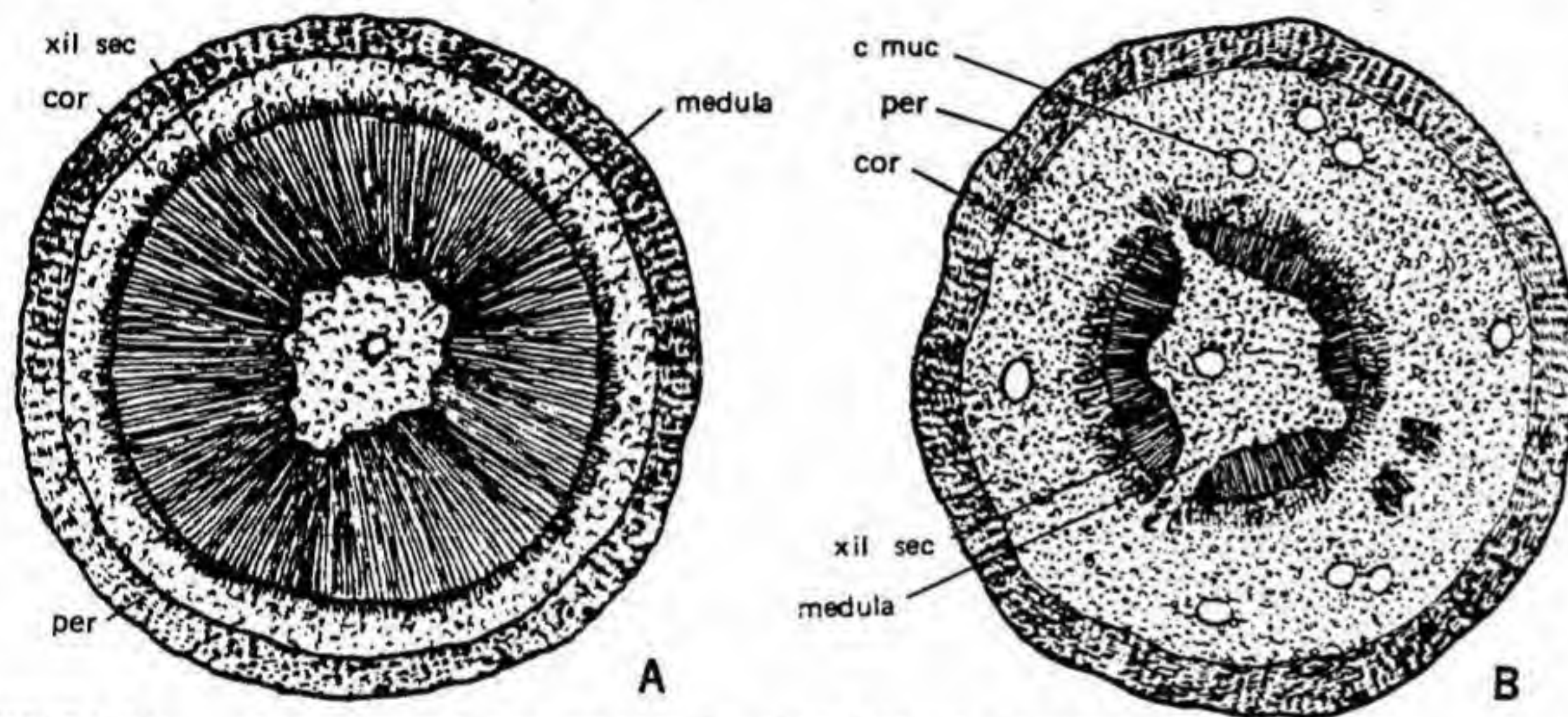


FIGURA 24-4 Secciones transversales del tallo de *Ginkgo biloba*: A, macroblasto, con medula y corteza reducidas, abundante xilema secundario y pocas cavidades mucilaginosas, X 14; B, braquiblasto, con medula y corteza relativamente amplias y numerosas cavidades mucilaginosas, X 10. cor, corteza; c muc, cavidades mucilaginosas; per, peridermis; xil sec, xilema secundario. (De *Gymnosperms*, de C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, Copyright 1935.)

madera de las coníferas por sus dimensiones en anchura y en longitud muy desiguales. Lo característico es que los radios medulares sean verticalmente cortos y estrechos en anchura; muchos tienen solamente una célula de altura y una célula de espesor. En el leño no existe parénquima xilemático. En la medula y en la corteza se encuentran cavidades mucilaginosas y células que contienen cristales de oxalato cálcico y taninos. En las capas corticales externas se origina una peridermis que más tarde, junto con el floema secundario, constituye la corteza.

Las características hojas de *Ginkgo biloba* tienen un gran pecíolo que se abre en abanico

formando un ancho limbo (fig. 24-5 A). En las hojas de los macroblastos, los limbos suelen tener una escotadura en la parte central; de aquí viene el epíteto específico de "*biloba*". En cambio, las hojas de los braquiblastos son principalmente enteras. Por el pecíolo pasan dos rastros foliares que se dividen dicotómicamente en la base del limbo. A medida que nos acercamos al margen del limbo se van produciendo nuevas dicotomías, lo cual da a la hoja un aspecto flabeliforme. Aunque la mayoría de las ramificaciones de los nervios son abiertas y dicotómicas, algunos de ellos presentan anastomosis. El nombre inglés "*maidenhair tree*" (árbol del culantrillo), hace

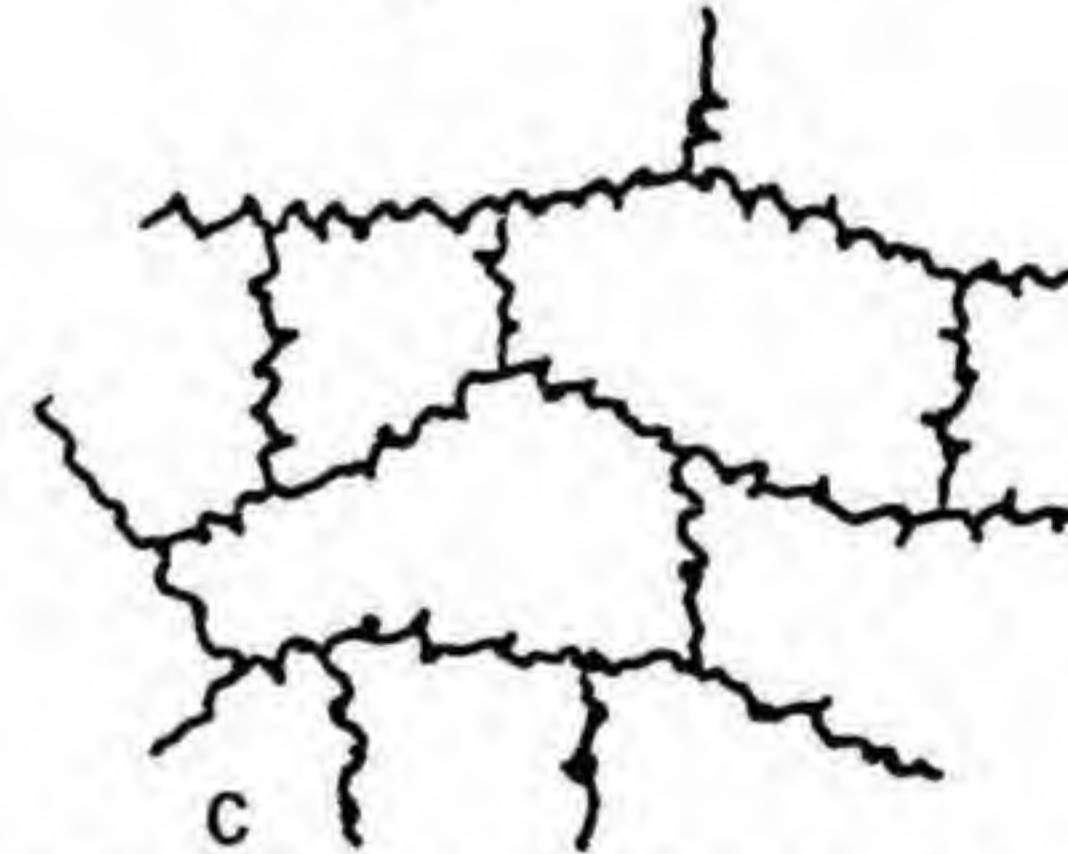
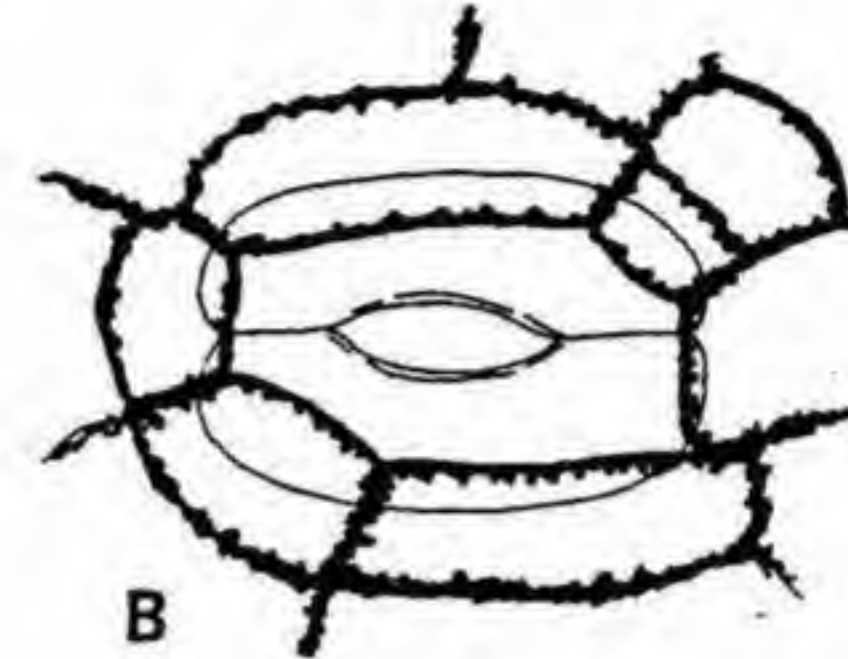
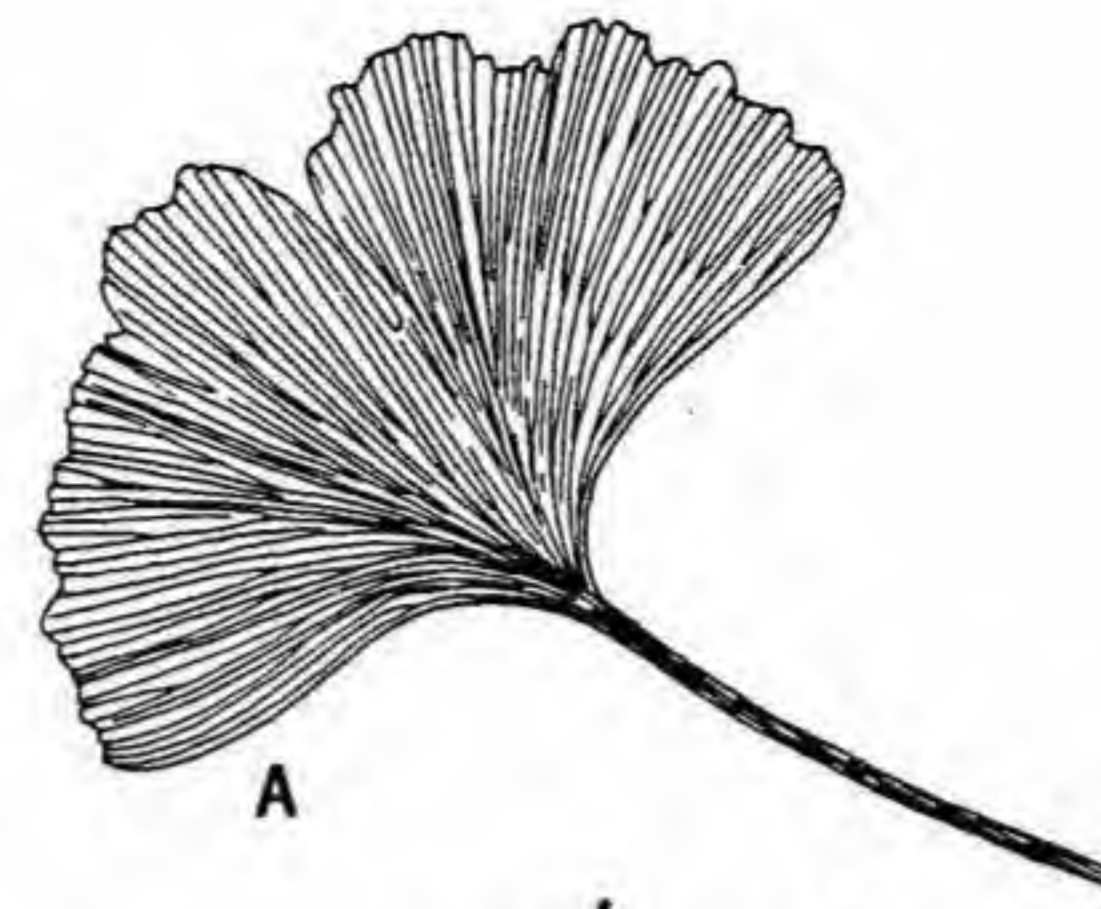


FIGURA 24-5 Estructura foliar de *Ginkgo biloba*: A, una de las hojas mostrando el pecíolo, la nerviación dicotómica y la escotadura central del limbo, X 1; B, uno de los estomas visto desde encima, mostrando dos células oclusivas flanqueadas y medio recubiertas por seis células acompañantes, X 400; C, varias células epidérmicas, con la forma sinuosa de sus paredes, X 400.

alusión a su parecido con la hoja de *Adiantum*, el culantrillo llamado "*maidenhair fern*".

Las cavidades mucilaginosas son frecuentes en las hojas, en donde adoptan el aspecto de tubos alargados situados entre los nervios. También son numerosas las células que contienen tanino y cristales de oxalato. Existen estomas principalmente sobre la superficie inferior. Estos poseen de cuatro a ocho células acompañantes que rodean a las células oclusivas, ligeramente

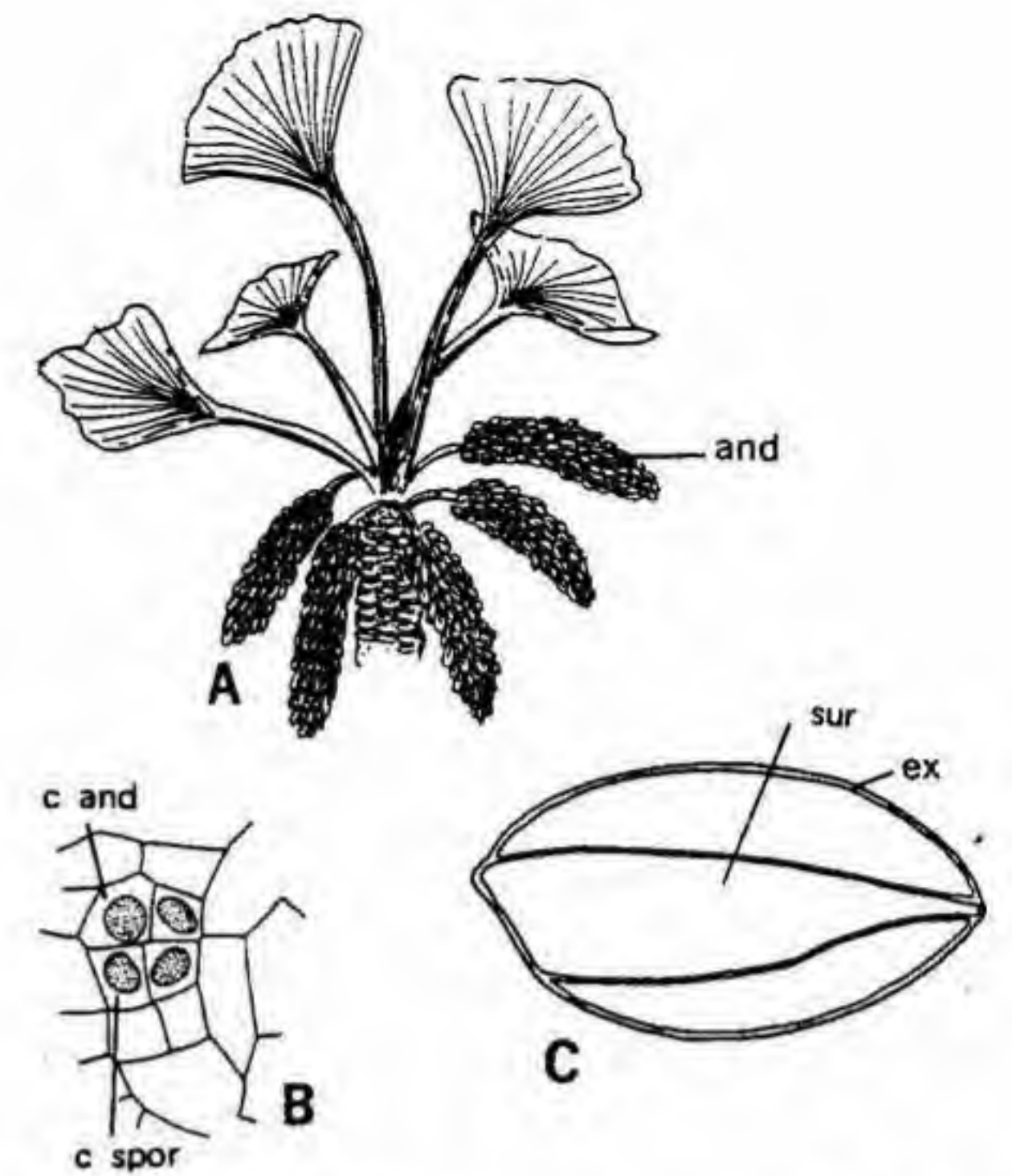


FIGURA 24-6 Organos reproductores de *Ginkgo*: A, androstróbilos amentiformes (and) implantados en la parte superior del braquiblasto, X 1; B, cuatro células esporógenas (c spor) rodeadas por células de la pared del androsporangio (c and), X 800; C, un grano de polen de *Ginkgo biloba*, mostrando un surco único (sur) que se extiende a todo lo largo del grano, X 1000. ex, exina. (B, según Starr, con permiso de la *Botanical Gazette*.)

hundidas por debajo de la superficie (fig. 24-5 B). Las paredes de las células de la epidermis son más o menos sinuosas. Las células situadas entre los nervios tienen un contorno poligonal, mientras que las situadas bajo ellos son rectangulares, una característica que no se encuentra en los cicadófitos ni en las coníferas (fig. 24-5 C).

Reproducción. Al igual que en los cicadófitos, *Ginkgo biloba* es siempre dioico. Entremezclados con las hojas situadas en el ápice de los braquiblastos, se encuentran androsporangios reunidos en estróbilos laxos; los óvulos están sostenidos de uno en uno y en los extremos de pedúnculos bifurcados.

Un androstróbilo de *Ginkgo* consiste en una estructura amentiforme laxa constituida por esporofilos dispuestos en espiral sobre el eje (fig. 24-6 A). Cada androsporofoilo posee un pedúnculo curvado que sostiene dos androsporangios en su extremo. Cada androsporangio está formado por una pared de cuatro a siete capas, un tapete y un cierto número de células esporógenas centrales (fig. 24-6 B) que funcionan como células madres

de las andrósporas y sufren la meiosis para formar tétrades de esporas. Antes de salir al exterior, las esporas empiezan a desarrollarse, originando granos de polen que contienen en su interior androgametófitos inmaduros.

Los granos de polen de *Ginkgo biloba* son muy parecidos a los de las cicadales actuales. En general tienen una forma de circular a elíptica, con una sola cicatriz longitudinal a lo largo de una de sus superficies; su longitud varía de 23 a 30 micras (fig. 24-6 C). Su dispersión se realiza principalmente por el viento. Es frecuente encontrar granos de polen de *Ginkgo* diseminados en rocas sedimentarias, en general en las del Mesozoico.

El desarrollo del androgametófito es parecido al que se encuentra en los cicadófitos. Las células androsporas se dividen para formar dos células. Una de ellas es la célula protálica primaria. En la segunda división se produce una segunda célula protálica y un primordio del anteridio. El primordio del anteridio se divide a continuación en una célula tubular externa y una célula generativa próxima a las células protálicas. En esta fase, el grano de polen es liberado durante abril-mayo en las latitudes medias del hemisferio Norte.

No se produce la continuación del desarrollo del androgametófito hasta que el polen ha penetrado en el micrópilo del óvulo. El tubo polínico empieza entonces a digerir las sustancias que encuentra en su camino hasta llegar a la nucela. Durante este proceso, las células generadoras del grano de polen se dividen para formar una célula estéril y una célula andrógena. Esta permanece en la base del tubo hasta llegar a la fecundación. Sin embargo, el núcleo del tubo emigra al interior del tubo polínico, y se sitúa cerca del extremo hasta que tiene lugar la descarga. Inmediatamente antes de la fecundación la célula andrógena se divide para formar dos androgametos. Como en los cicadófitos, las partículas formadas a partir de los blefaroplastos se disponen según una línea helicoidal alrededor de los gametos para formar los flagelos. Los gametos, de unas 80 micras de longitud, nadan atravesando la cámara arquegonial hasta llegar al cuello del arquegonio y fusionan directamente con la gran célula huevo de cada vientre.

Cada pedúnculo sostiene dos óvulos, uno en el ápice de cada ramita dicotómica (fig. 24-7 A, B). Alrededor de cada óvulo se encuentra el ginospórofilo, un collar que originará un apéndice foliáceo. Igual que los cicadófitos, cada óvulo posee un solo integumento con tres regiones

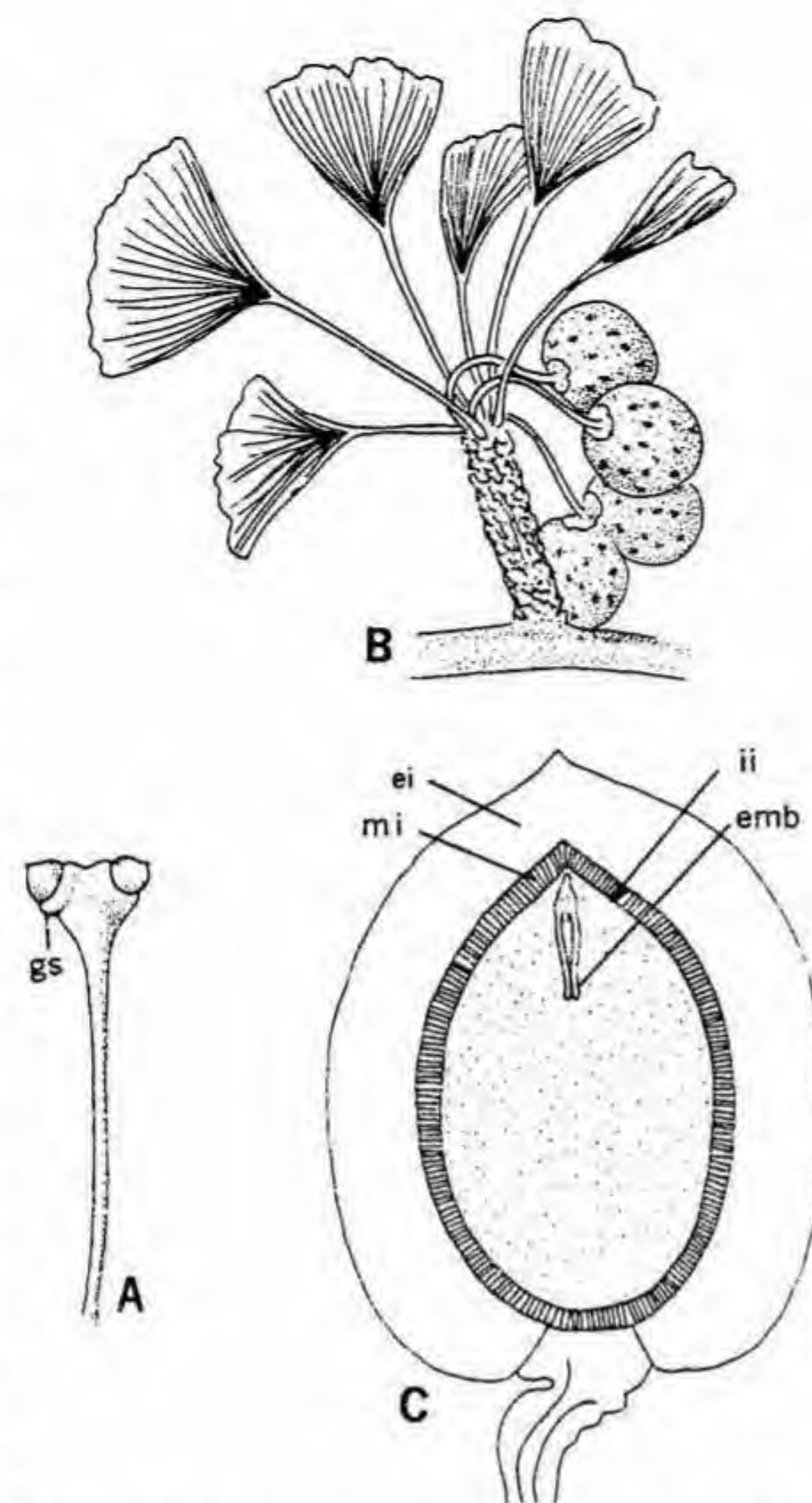


FIGURA 24-7 Organos reproductores de *Ginkgo biloba*: A, uno de los pedúnculos, portador de dos óvulos jóvenes rodeados por un collar que corresponde al ginospórofilo, X 1; B, varias semillas maduras fijadas a la parte superior de un braquiblasto, X 1; C, corte sagital de una semilla con el embrión joven, X 2. emb, embrión; gs, ginospórofilo; ii, cara interna del integumento; mi, capa media del integumento; ei, capa externa del integumento. (C, de *Morphology of Gymnosperms*, de J. M. Coulter y C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1910 y 1917.)

constituidas por tejidos distintos. Después de la polinización, las tres capas maduran originando una capa carnosa interna que se convierte al secarse en una piel papiriforme, una capa central pétrea y una capa carnosa externa. La capa externa contiene el ácido butírico que origina el olor desagradable que desprenden las semillas en otoño.

El desarrollo del ginogametófito en el óvulo

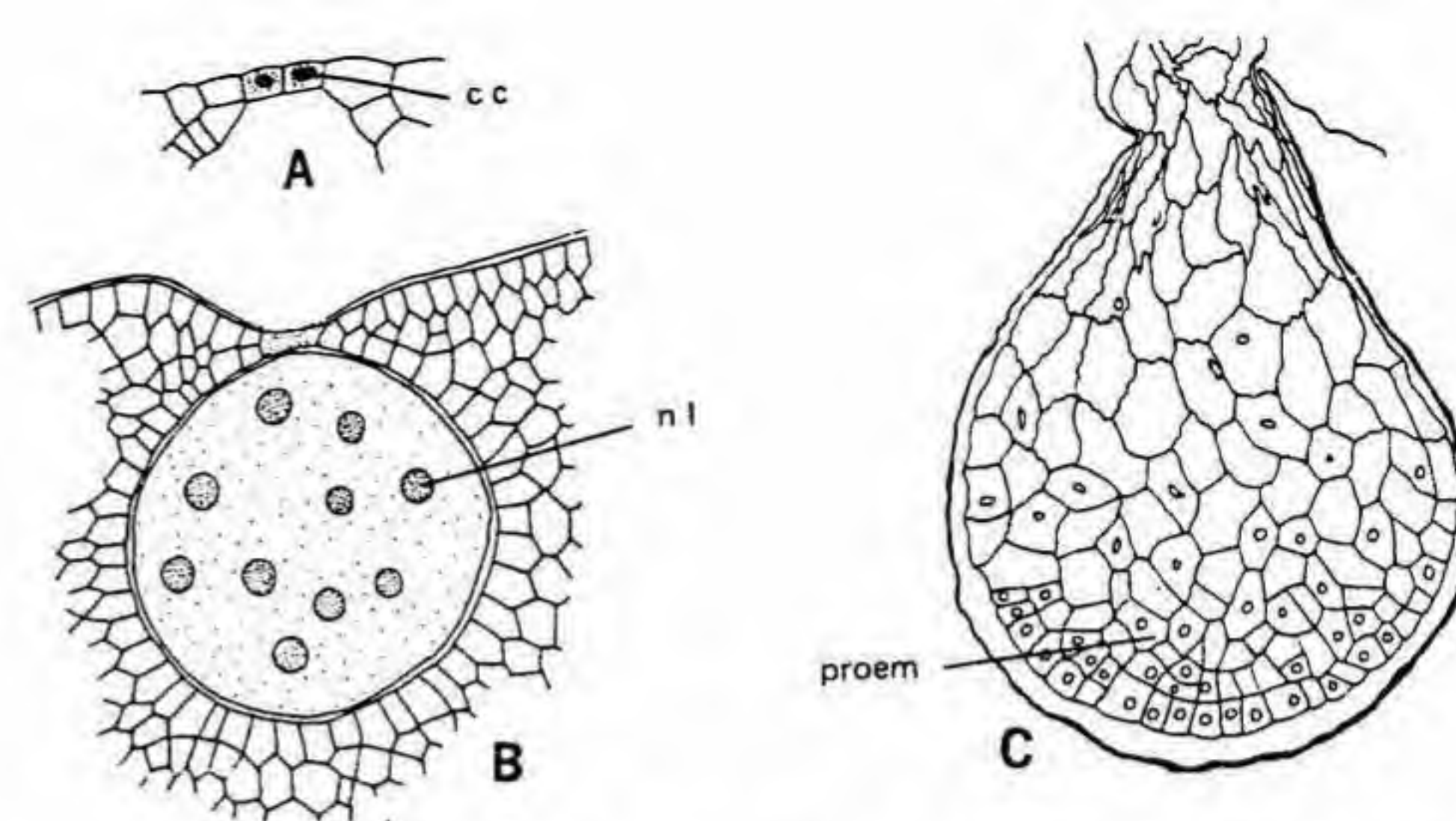


FIGURA 24-8 Reproducción de *Ginkgo biloba*: A, ápice del arquegonio mostrando dos células del cuello (cc), X 160; B, embrión en fase de núcleos libres (nl), X 160; C, fase más avanzada del embrión mostrando las células proembrionarias (proem), situadas en la base y que acabarán originando el embrión, X 80. (A, B, según Strasburger; C, Lyon.)

es parecido al que vimos en los cicadófitos. El ginogametófito empieza a formarse en mayo, y sigue de forma muy parecida el desarrollo de los cicadófitos. Las cuatro ginósporas forman una tétrade lineal después de la meiosis, pero de ordinario sólo una se desarrolla, la situada en el extremo calácico. La pared de la ginóspora crece y el núcleo sufre muchas divisiones nucleares libres. Al llegar a su máximo crecimiento, los numerosos núcleos quedan concentrados en la periferia de la pared de la ginóspora. La formación de la pared celular se realiza en dirección centripeta, de forma que al final todos los núcleos están rodeados por su correspondiente membrana para formar el ginogametófito. Una característica notable es el color verde pálido debido a la formación de clorofila en las células del gametófito, un fenómeno que se encuentra en algunas de las plantas no productoras de semillas.

En la mayoría de los casos, se forman dos o tres arquegonios a partir de las células externas del extremo micropilar del ginogametófito. Cada arquegonio tiene dos células del cuello, una célula del canal ventral y una gran célula huevo (fig. 24-8 A). Al igual que en los cicadófitos, se forma en la periferia una capa protectora de células estratificadas.

Después de la unión del androgameto con el huevo, el núcleo del cigoto sufre una serie de divisiones nucleares libres (fig. 24-8 B). Cuando ya se han formado aproximadamente 256 núcleos, se forman sincrónicamente las paredes

celulares, produciendo el tejido proembrionario. Este presenta una gradación desde pequeñas células compactas en el extremo calácico hasta grandes células alargadas en el extremo micropilar (fig. 24-8 C). Aunque las células micropilares son alargadas, no forman un suspensor bien definido como en los cicadófitos y en las coníferas. Las células del extremo calácico continúan dividiéndose, formando los primordios de los cotiledones, epicótilo e hipocótilo (fig. 24-7 C). Estos primordios crecen y absorben el contenido celular del ginogametófito. Al final la joven radícula atraviesa el micrópilo y llega al suelo. Los cotiledones continúan unidos a la semilla y siguen absorbiendo sustancias a partir de ella.

FILOGENIA DE LOS GINKGOFITOS

Los antecesores de los ginkgofitos actuales nos son desconocidos. *Ginkgo* se parece a las cicades en muchos aspectos, especialmente en lo que se refiere a los órganos sexuales y al desarrollo del gametófito. Sin embargo, las hojas son características y en general distintas de las hojas pinnadas de las cicades y de las pteridospermas. Además, el tallo, con su importante xilema, pequeña medula y corteza, y la presencia de poros areolados, es parecido al de los coniferofitos (véase cap. 25); los ginkgofitos se suelen colocar junto a este grupo. La hipótesis más razonable es

la que establece que los ginkgofitos evolucionaron bien sea del mismo grupo antecesor de las cordaitales, más probablemente de las progimnospermas, o que se originaron por evolución a partir de antecesores desconocidos, probablemente

pterofitos, siguiendo una línea separada de la de las plantas con semillas. Las investigaciones futuras sobre las plantas del Devónico y del Carbonífero ofrecen la principal esperanza para poder determinar la filogenia de los ginkgofitos.

BIBLIOGRAFIA

- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 335-347.
- ✓ Arnott, H. J., "Anastomoses in the Venation of *Ginkgo biloba*". *Am. J. Bot.*, 46: 405-411 (1959).
- ✓ Ball, E., "Growth of the Embryo of *Ginkgo biloba* under Experimental Conditions, II: Effects of a Longitudinal Split in the Tip of the Hypocotyl". *Am. J. Bot.*, 43: 802-810 (1956).
- Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press (1935). Págs. 184-216.
- ✓ Dorf, E., "The Geological Distribution of the *Ginkgo* Family". *Bull. Wagner Free Inst. Sci.*, Filadelfia, 33(1): 1-10 (1958).
- Florin, R., "Die Fossilen Ginkgophyten von Franz Joseph Land. I, Spezieller Teil.; II, Allgemeiner Teil". *Palaeontographica*, 81B: 71-173 (1936); 82B: 1-72 (1937).
- Gunckel, J. E. y Wetmore, R. H., "Studies of Development in Long Shoots and Short Shoots of *Ginkgo biloba* L., II: Phyllotaxis and the Organization of the Primary Vascular Tissue: Primary Phloem and Primary Xylem". *Am. J. Bot.*, 33: 532-543 (1946).
- ✓ Li, H-L., "A Horticultural and Botanical History of *Ginkgo*". *Morris Arbor. Bull.*, 7: 3-12 (1956).
- Pollock, E. G., "The Sex Chromosomes of the Maidenhair Tree". *J. Heredity*, 48: 290-294 (1957).
- Seward, A. C., "The Story of the Maidenhair Tree". *Sci. Progress*, 32: 420-440 (1938).

25

DIVISIÓN CONIFERÓFITOS

Los coniferofitos comprenden dos órdenes principales de plantas, el de las cordaitales, fósiles, y el de las coniferales, que están representadas por familias y géneros tanto fósiles como actuales. También comprenden un grupo de plantas del Devónico superior denominadas *progimnospermas*. Beck sugirió que las *progimnospermas* podían ser antecesoras tanto de la línea de las *pteridospermas* como de la de los coniferofitos. Se estudian aquí por razones de comodidad, más que porque presenten una relación especialmente íntima con los coniferofitos.

Si aceptamos el origen de los coniferofitos a partir de las *progimnospermas*, el punto de arranque evolutivo más probable se encontraría entre las *progimnospermas* del Devónico superior y las cordaitales del Carbonífero. Las cordaitales son especialmente abundantes en la última parte del Carbonífero en donde coexisten con las demás coníferas. Las coniferales se extienden desde el Carbonífero superior hasta la actualidad. Aunque parecen haber alcanzado un máximo de desarrollo a mediados del Mesozoico, las coníferas son elementos de primera importancia en la flora del mundo.

A pesar de las lagunas que quedan por llenar, existen buenas pruebas para creer que las coniferales evolucionaron a partir de las cordaitales, a través de estadios intermedios representados por las *lebaquiáceas*, una familia de coníferas de principios del Mesozoico. La progresión evolutiva está especialmente bien documentada en investigaciones sobre los apéndices portadores de los óvulos, como aparecerá en forma destacada en las descripciones y discusión de las páginas subsiguientes. El botánico sueco Rudolf Florin realizó cumplidamente la importante tarea de revelar las interrelaciones entre las coníferas fósiles y las modernas.

En este grupo se han descrito tres órdenes distintos que comprenden ocho géneros. Sin duda el más conocido de ellos es el género *Archaeopteris*. Al principio, esta planta se conocía solamente a través de improntas foliares que se encontraban con bastante frecuencia en rocas del Devónico superior. Basándose en la forma foliar de los esporangios, era frecuente considerar a *Archaeopteris* como un helecho primitivo, y se le clasificaba junto con las protopteridiales. Sin embargo en 1960 se encontró una hoja de *Archaeopteris* unida a un tallo denominado *Callixylon*, un género que se había relacionado hasta entonces con las cordaitales. Este descubrimiento representó el principio de la idea de las progimnospermas, que impulsó la hipótesis de que *Archaeopteris* y las especies con ella relacionadas eran antecesores tanto de los coníferos como de las pteridospermas.

En reconstrucción, *Archaeopteris* aparece claramente como una planta arborescente que alcanzó alturas de por lo menos 20 m (fig. 25-1 A). El tronco mayor conocido tiene más de 1,5 m de diámetro, y la mayoría de los troncos se atenúan en diámetro al acercarse a la inserción de las ramas en la copa. Las ramas principales parecen ser horizontales o sólo ligeramente inclinadas hacia arriba. Las hojas varían desde menos de 60 cm hasta más de 1,5 m de longitud, y tienen aspecto de fronde (fig. 25-1 B). En la mayoría de las especies, algunas de las divisiones de las hojas presentan a la vez pinnulas estériles, fértiles, mientras que otras aparecen completamente estériles. Los esporangios se encuentran alineados en los bordes principales de las pinnulas fértiles, en ellos se han encontrado esporas redondeadas o deltoides, además de triletas y no ornamentadas. Aunque se han citado varias especies heterósporas, existen otras que presentan solamente un tamaño único de spora y son, con toda probabilidad, homósporas.

El tallo contiene una medula reducida, filamentos de xilema primario mesarcas y xilema secundario. Las traqueidas del xilema secundario presentan una disposición única de poros areolados redondeados que se encuentran en grupos localizados sobre las paredes radiales, en número de 6 a 20 y dispuestos según dos o tres filas verticales (fig. 25-22). Los radios son principalmente uniseriados, con de 6 a 15 células de altura, y contienen traqueidas radiales prominentes.

ORDEN CORDAITALES

Tres familias se incluyen en general en las cordaitales. Dos de ellas comprenden principalmente géneros correspondientes a madera petrificada y sus relaciones con otros grupos son bastante oscuras. El género mejor conocido es *Cordaites*, en el cual se han encontrado tanto hojas como estróbilos compuestos unidos a los tallos.

Cordaites es una gran planta arborescente que era probablemente el árbol más elevado del Carbonífero (fig. 25-3). Entre sus restos, se han encontrado tallos petrificados que miden más de 20 m de longitud; y algunos ejemplares alcanzaron probablemente una altura de por lo menos 30 m. La parte superior lleva ramas que sostienen largas hojas ensiformes (fig. 25-4). En las axilas de algunas de las hojas se encuentran estróbilos laxos.

La anatomía del tallo es bien conocida y característica. La medula tiene un diámetro superior a 1,5 cm, y está formada por cavidades lenticulares alojadas dentro del tejido parenquimático (fig. 25-5 A). Inmediatamente por fuera de la medula se encuentra el xilema primario, que es mesarca (fig. 25-5 B). Las traqueidas pasan, de dentro a fuera, del tipo helicoidal al escalariforme y finalmente, al tipo con poros areolados. El xilema primario pasa gradualmente a xilema secundario, que tiene traqueidas con de una a tres filas de poros areolados alternantes y hexagonales. Los radios de xilema secundario tienen una altura variable y normalmente una célula de anchura. El xilema secundario forma un grueso cilindro de madera que en la mayoría de los ejemplares del Carbonífero no presenta anillos de crecimiento. Esta peculiaridad se ha citado como prueba a favor de la ausencia de una sucesión bien definida de cambios estacionales o climáticos durante la formación de las zonas pantanosas hulleras del Carbonífero.

El floema secundario forma una capa fina y principalmente parenquimática en contacto con la parte externa de la corteza. Los rastros foliares, sencillos o dobles, se acodan para atravesar la corteza y dirigirse a la base de las hojas. En el interior de éstas, se dividen, con lo que son varios los haces conductores que penetran en el limbo.

Las hojas son delgadas, ensiformes, algunas veces tienen más de un metro de longitud y 15 cm de anchura (fig. 25-4). Los numerosos nervios que parecen ser paralelos están en realidad ramificados dicotómicamente en ángulo agudo. Sobre

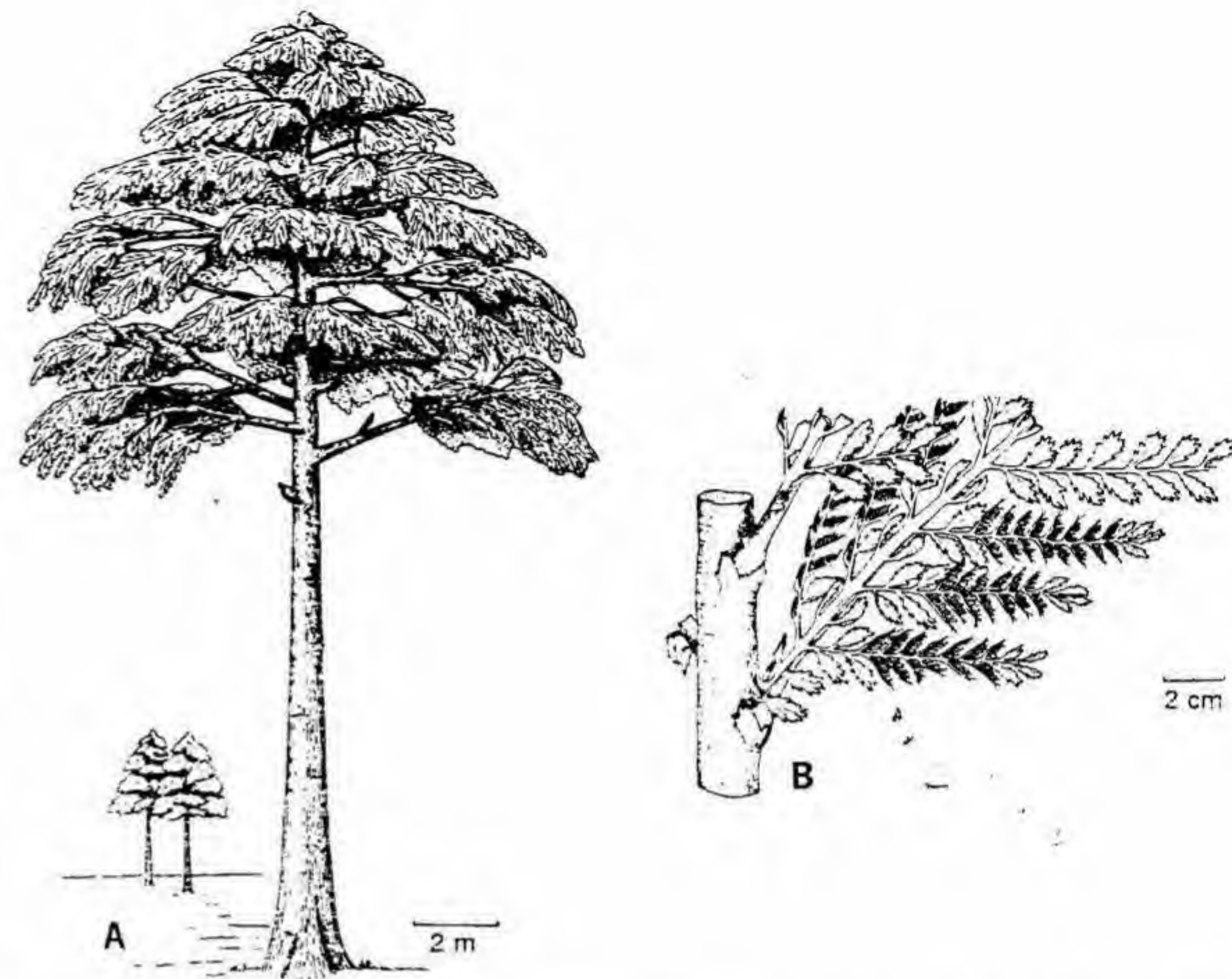


FIGURA 25-1 *Archaeopteris*: A, reconstrucción de una planta completa; B, rama con dos frondes, con pinnulas estériles y pinnulas fértiles sobre la fronde inferior. (Según Beck, con permiso del *American Journal of Botany*.)

el envés de la hoja se encuentran estomas dispuestos en bandas. El desarrollo estomático es haploqueilico, con de cuatro a seis células acompañantes alrededor de las células oclusivas. Al parecer, las hojas debían la mayor parte de su resistencia mecánica a las bandas de esclerenquima que se extendían longitudinalmente entre los nervios, a modo de vigas en forma de I.

Los órganos reproductores de *Cordaites* son estróbilos laxos compuestos, implantados en las axilas de algunas hojas de las ramas exteriores. Tanto los estróbilos políniferos como los espermatóforos se situaban en un mismo género, *Cordaitanthus* (fig. 25-6 A). El estróbilo compuesto está formado por dos filas de brácteas alesnadas: una en cada parte de un eje central. En la axila de cada bráctea se encuentra una corta ramificación que presenta apéndices dispuestos en espiral, las escamas. Las escamas externas sostienen sacos polínicos en su parte apical (fig. 25-6 B). En algunos de éstos se han encontrado granos de

polen que presentan un cuerpo central o corpus, probablemente constituido por tejido gametofítico, rodeado por una envoltura vesiculosa, el saccus o vesícula alar (fig. 25-6 C).

Como se decía más arriba, el estróbilo portador de óvulos constituye la primera fase de una serie evolutiva de este tipo de órganos en los coníferos. Los estróbilos ovulíferos son parecidos a los políniferos pero se conocen con mayor detalle (fig. 25-7). Un largo eje sostiene dos filas laterales de brácteas, cada una de las cuales presenta una ramita en la axila. Esta ramita posee escamas dispuestas en espiral, las unas fértiles, otras estériles. Las escamas fértiles son ligeramente alargadas y sostienen uno o más óvulos terminales. En algunas especies los óvulos se extienden hasta mucho más allá del extremo de la ramita, pero en otras especies están prácticamente escondidas.

Las semillas de las cordaitales son pequeñas y cordiformes, con el integumento extendido

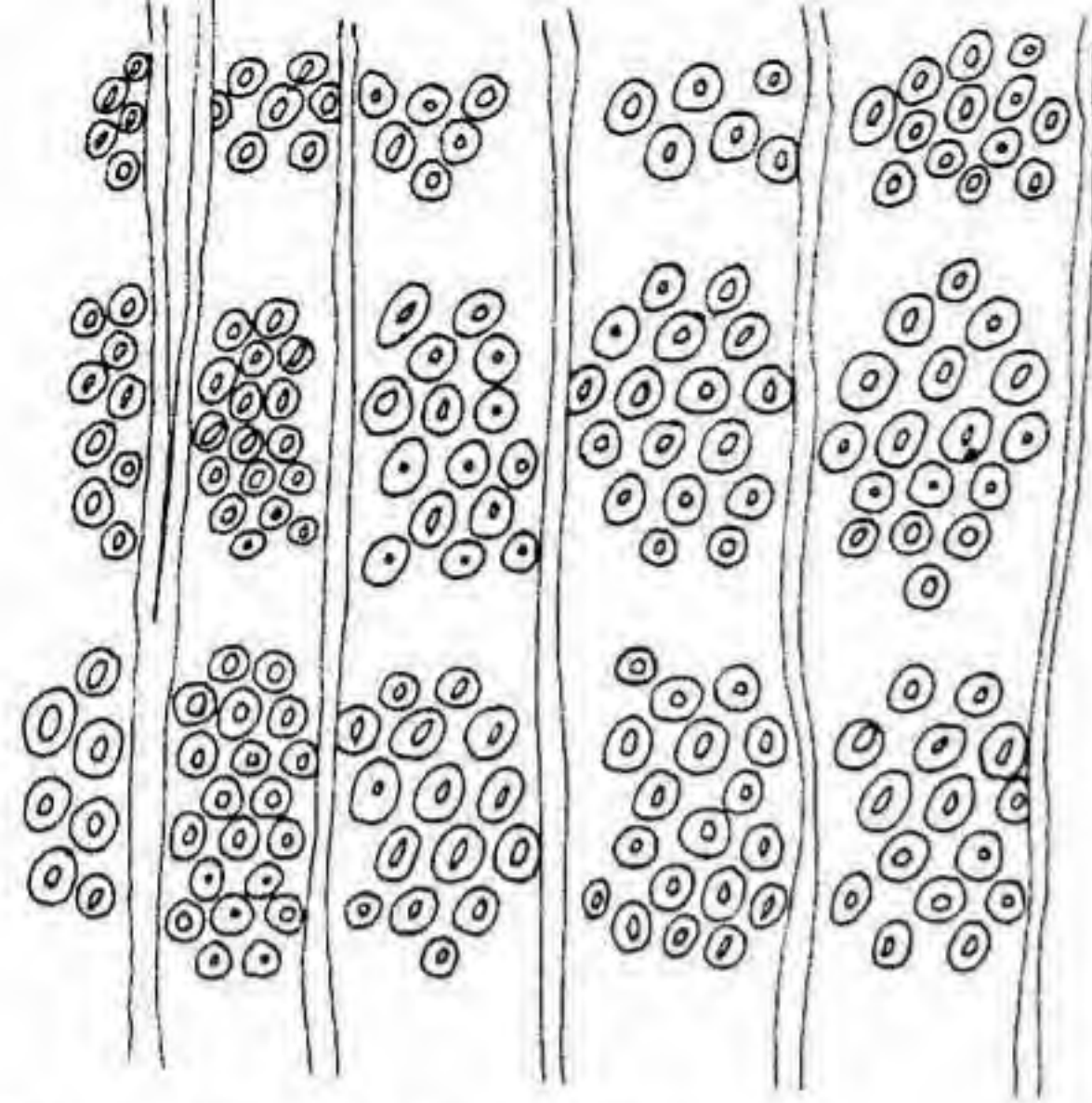


FIGURA 25-2 Corte del xilema secundario de *Archaeopteris*, mostrando los poros areolados circulares dispuestos en grupos sobre las paredes radiales de las traqueidas, X 250.



FIGURA 25-3 Reconstrucción de *Cordaites*. Obsérvense los estróbilos compuestos entremezclados con las hojas de las ramas laterales, X 0.003. (De D. H. Scott, *Studies in Fossil Botany*, Adam & Charles Black, Ltd. Londres.)

Familia lebaquiáceas. Esta familia comprende unos pocos géneros que se encuentran en varios continentes del hemisferio Norte; el género mejor conocido es *Lebachia*, del Carbonífero superior y del Pérmico inferior (fig. 25-8). Se trataba de un árbol de altura incierta, constituido por un eje principal con ramas laterales distribuidas de forma pinnada. Se conocen dos tipos de hojas. Las del eje principal y de las ramas mayores son más largas, anchas y aplanadas que las de las ramas más pequeñas. Con frecuencia están bifurcadas por el extremo, en cuyo caso el único haz vascular también se bifurca. Las hojas de las últimas ramitas más pequeñas son aciculares o escuamiformes, enteras, más pequeñas que las hojas de primer orden y tienen un único nervio no ramificado. Ambos tipos de hojas tienen cuatro bandas de estomas distribuidos irregularmente: dos bandas largas sobre la superficie abaxial y dos bandas más cortas sobre la superficie adaxial. Los



FIGURA 25-4 Ramita de *Cordaites*, mostrando hojas acintadas y estróbilos compuestos, X 10. (Según D. H. Scott, *Studies in Fossil Botany*, Adam & Charles Black, Ltd. Londres.)

estomas son de tipo haploqueico. *Lebachia* tiene unos pelos epidérmicos unicelulares a ambos lados de la hoja, una característica presentada también por muchas coníferas actuales.

Internamente el xilema secundario, bien desarrollado, tiene traqueidas de tipo araucariano, es decir, con de una a tres filas de poros areolados alternos. No hay canales resiníferos y sólo un vestigio de parénquima xilemático. Los radios xilemáticos son uniseriados, otra característica araucariana. Los anillos de crecimiento están débilmente delimitados.

Los conos tanto seminíferos como poliníferos están implantados terminalmente sobre algunas de las ramas laterales de *Lebachia* (fig. 25-8 B, C). Los conos poliníferos están formados por un eje con androsporofilos escuamiformes dispuestos en espiral. Sobre la superficie abaxial de cada androsporofilo, se encuentran dos esporangios parcialmente recubiertos por una prolongación del mismo esporofilo. Los granos de polen de *Lebachia* tienen una sola vesícula alar o *saccus* que rodea un cuerpo central (fig. 25-9 A). Esta vesícula queda interrumpida en la superficie dis-

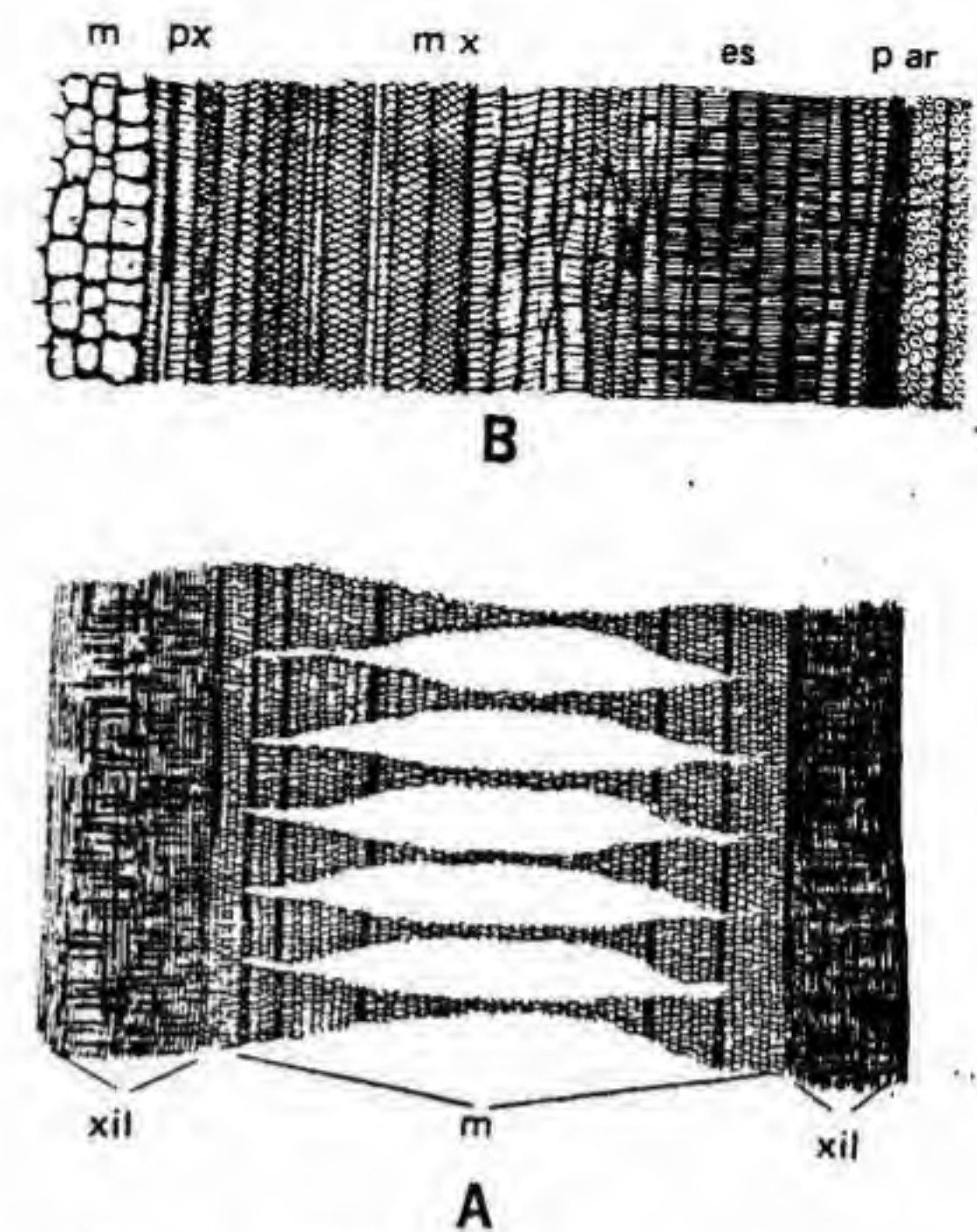


FIGURA 25-5 Tallo de *Cordaites*: A, corte longitudinal, mostrando las cavidades lenticulares de la medula (*m*), y el xilema primario y secundario (*xil*), X 5; B, corte del tallo desde la medula, pasando por el protoxilema (*px*), metaxilema con traqueidas espiraladas (*mx*) y escalariiformes (*es*), hasta el xilema secundario provisto de poros areolados (*par*), X 72. (Según D. H. Scott, *Studies in Fossil Botany*, Adam & Charles Black, Ltd. Londres.)

tal por el surco germinal. En varios géneros próximos, existen dos vesículas alares, unidas a un solo *corpus*, lo que corresponde al tipo disaccato, corriente en las familias actuales de coníferas, en particular en las pináceas y en las podocarpáceas.

Como en otros géneros provistos de esporofilos dispuestos en espiral y dos esporangios abaxiales, los conos poliníferos de *Lebachia* son conos o estróbilos fundamentalmente simples y casi idénticos por su estructura a los que poseen las coníferas actuales. Pero los conos de *Lebachia* se diferencian de modo marcado de los órganos poliníferos de *Cordaites*, que son estróbilos compuestos. Es más, en *Cordaites* los androsporangios aparecen en posición terminal y no abaxial sobre los esporofilos. Así pues, no han aparecido descubrimientos fósiles capaces de establecer un puente entre plantas de estructura tan distinta como *Cordaites* y las lebaquiáceas.

El órgano seminífero de *Lebachia* tiene un contorno elíptico o circular, con muchas brácteas compactas dispuestas en espiral sobre el eje central (fig. 25-9 C). Cada bráctea es bifurcada, con un nervio único que se divide dando un nervio en

ORDEN CONIFERALES

Es este un orden extenso, que comprende ocho familias, siete de las cuales poseen géneros actuales, y la última, la de las lebaquiáceas, representada exclusivamente por miembros fósiles. La familia lebaquiáceas, que se encuentra desde el Carbonífero superior hasta el Jurásico, comprende plantas que parecen ser los antecesores inmediatos de todas las familias de coníferas actuales, con la excepción de las taxáceas.

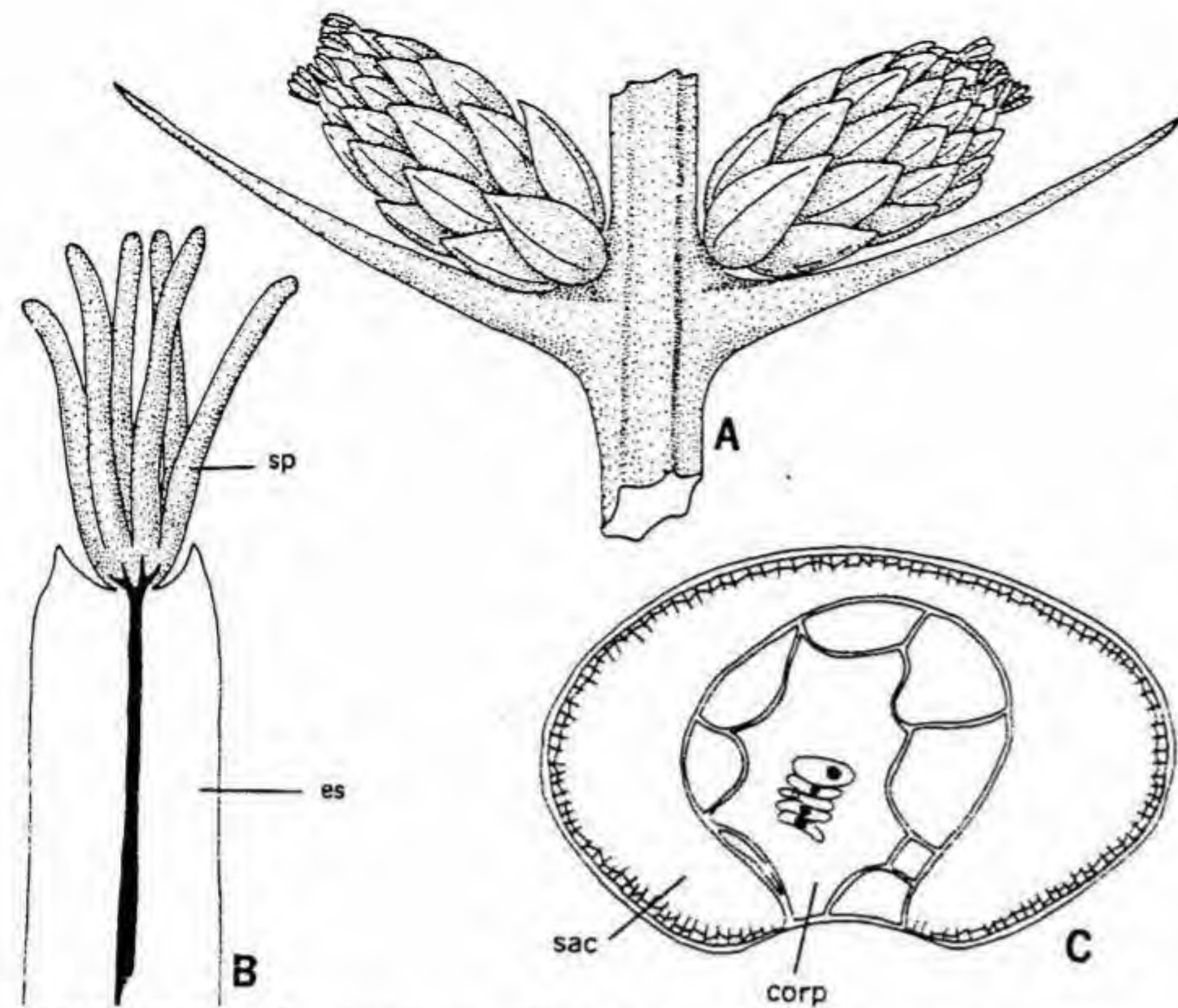


FIGURA 25-6 Organos reproductores de *Cordaites*: A, androstróbilos en las axilas de brácteas unidas al eje estrobilar; primario, X 6; B, una de las escamas (es) del androstróbilos, mostrando el tipo de fijación de los sacos de polen (sp) en el extremo superior, X 25; C, grano de polen de *Cordaites*, con varias células gametofíticas en el corpus (corp) rodeadas por un saco único (sac), X 800. (A, según Delevoryas, con permiso del *American Journal of Botany*; B, C, según Florin, con permiso de *Palaentographica* y de la *Svensk Botanisk Tidskrift*.)

dirección a cada uno de los lóbulos. En la axila, cada bráctea posee un brote enano con apéndices dispuestos en espiral y escamas decurrentes dirigidas hacia el ápice. Ordinariamente, sólo una de las escamas es fértil y lleva un único óvulo en su parte apical (fig. 25-9 B). La escama seminífera se encuentra cerca del eje principal del cono, en la misma disposición en espiral que las demás escamas. El micrópilo del óvulo está dirigido hacia el exterior. El integumento aparece como una continuación del tejido de la escama seminífera que recubre la nucela, formando un micrópilo relativamente profundo.

En un género íntimamente relacionado de órganos seminíferos, *Ernestiodendron*, el brote enano también parte de la axila de una bráctea. Los brotes enanos, relativamente aplanados tienen sólo unas pocas escamas estériles, y algunas veces ninguna. En las regiones central o terminal del brote enano se encuentran de tres a siete ginosporofilos dispuestos en espiral. Cada uno de ellos tiene un solo óvulo, con el esporofilo

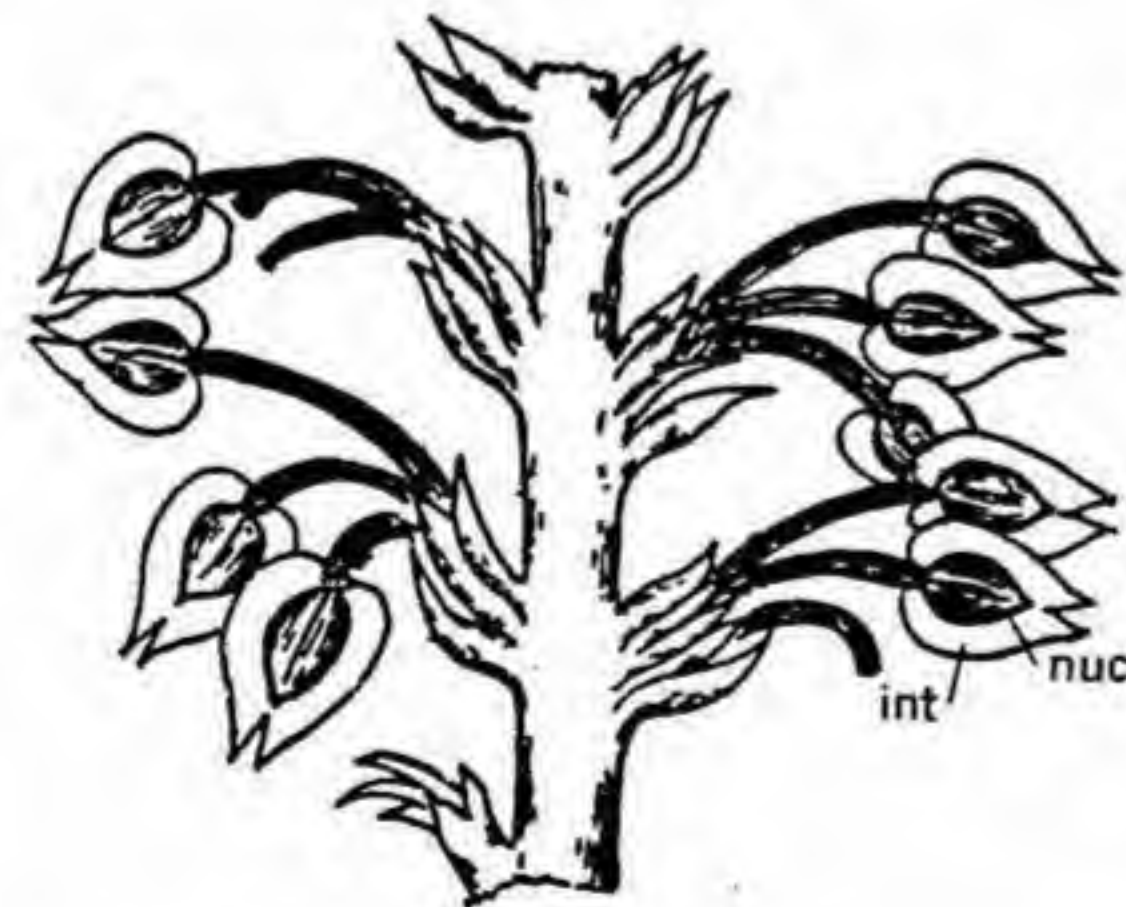


FIGURA 25-7 Porción de un ginoestróbilos compuesto de *Cordaites* mostrando brotes enanos en las axilas de las brácteas y escamas fértiles junto con otras estériles unidas al brote enano. Las semillas son cordiformes y poseen un integumento en forma de ala (int) que envuelve la nucela (nuc), X 2. (Según Carruthers.)

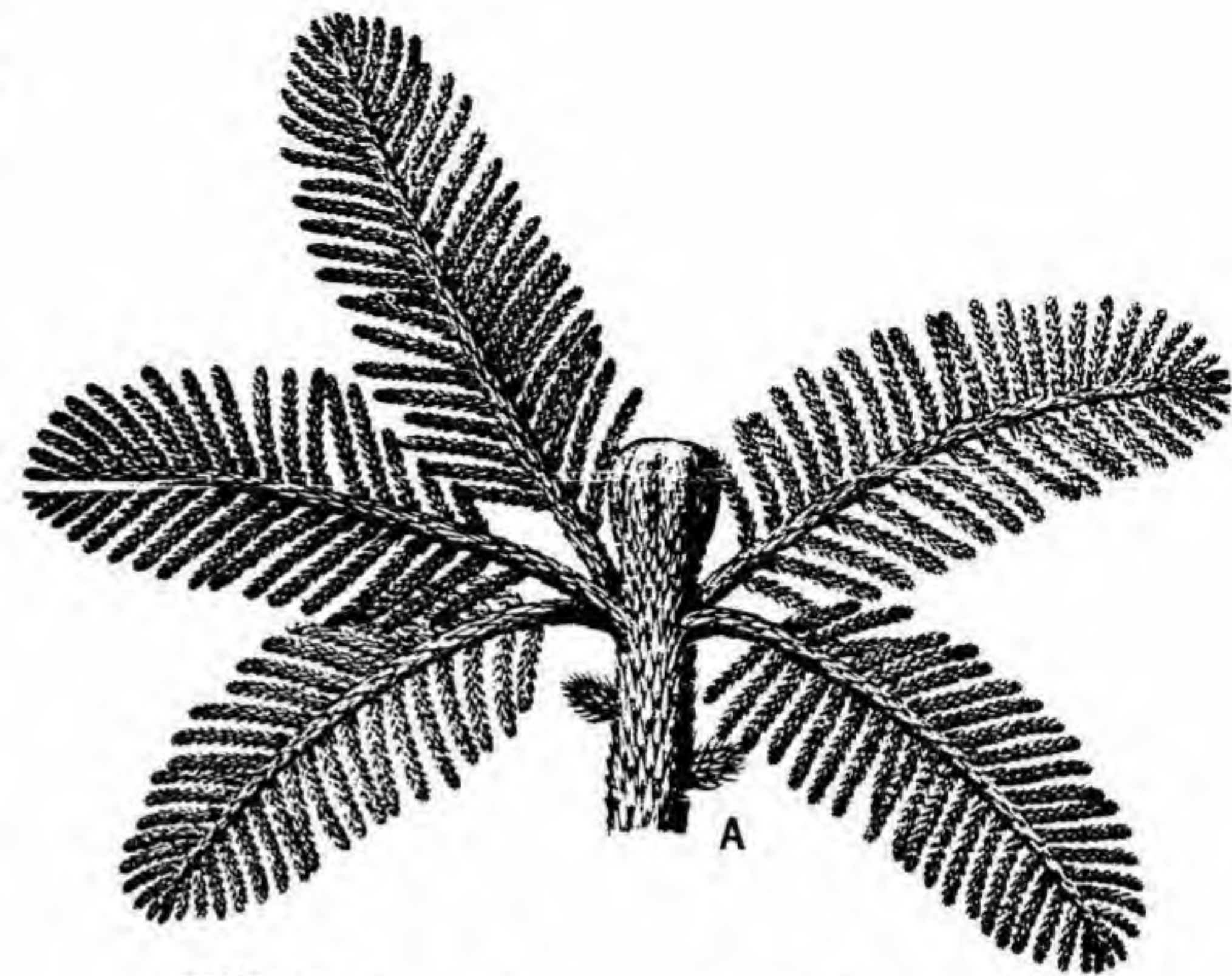


FIGURA 25-8 *Lebachia*: A, rama estéril con cinco ramitas, donde puede verse la disposición pinnada de las últimas ramificaciones, X 0,33; B, una rama con ramitas portadoras de hojas y de conos poliníferos (c pol), X 0,33 (obsérvense las hojas bifurcadas existentes sobre la rama principal y las no bifurcadas sobre las últimas ramificaciones); C, rama con conos esporíferos y ramitas portadoras de hojas, X 0,33. (Según Florin, con permiso de *Palaentographica*.)

confundido gradualmente con el integumento, como en *Lebachia*. Algunos de los óvulos son erectos, mientras que otros son invertidos con los micrópilos dirigidos hacia el eje.

La estructura general de los ginostrobilos compuestos de los diversos géneros de las lebaquiáceas es parecida a la de *Cordaites*. En las lebaquiáceas existe una reducción general de la longitud del brote enano y del número de escamas estériles y óvulos. Esto puede representar una fase primitiva de la evolución de las coníferas del Mesozoico y Cenozoico que tuvo como resultado una progresiva reducción de las partes en varias direcciones. La disposición del cono seminífero se encuentra en las siete familias actuales.

Coníferas actuales. Durante el Mesozoico inferior y medio, las coníferas sufrieron una evolución marcada y aparentemente rápida. A resultas de ello se convirtieron en una parte predominante de las floras del Jurásico y del Cretácico inferior. Durante este tiempo la mayoría de las familias actuales quedaron diferenciadas. Sin embargo, en rocas más antiguas que las del Cretácico superior, las coníferas aparecen en varias formas generalizadas que no pueden atribuirse a ningún género actual. Estas formas indistintas primitivas, denominadas coníferas de transición, han recibido una serie de nombres de forma o nombres de órganos, basados sobre todo sobre la morfología, que en algunos casos recuerda su afiliación natural, por ejemplo, *Prepinus* y *Araucarioxylon*.

Durante el Cretácico superior y el Terciario, se diferenciaron casi todos los géneros actuales, pero al parecer en momentos distintos. Durante este intervalo de tiempo, muchos de los géneros empezaron también a aparecer en las regiones en donde se encuentran actualmente, lo cual en algunos casos representó una limitación de una distribución antigua más amplia. Estas reducciones de área constituyen casi con certeza un índice de envejecimiento o incluso de amenaza de extinción. Algunos de los ejemplos más espectaculares se encuentran en la familia de las taxodiáceas, en donde géneros como *Metasequoia*, *Sequoia* y *Taxodium* estaban extendidos por todo el hemisferio norte durante el Terciario inferior. Actualmente, estos mismos géneros están reducidos a distribuciones geográficas y ecológicas muy limitadas, y sin duda se encuentran amenazados de extinción. Los principales factores que conducen a la extinción parecen ser la competencia, particularmente frente a las angiospermas, y la degeneración genética que impide la especiación para ocupar nichos ecológicos diversos.

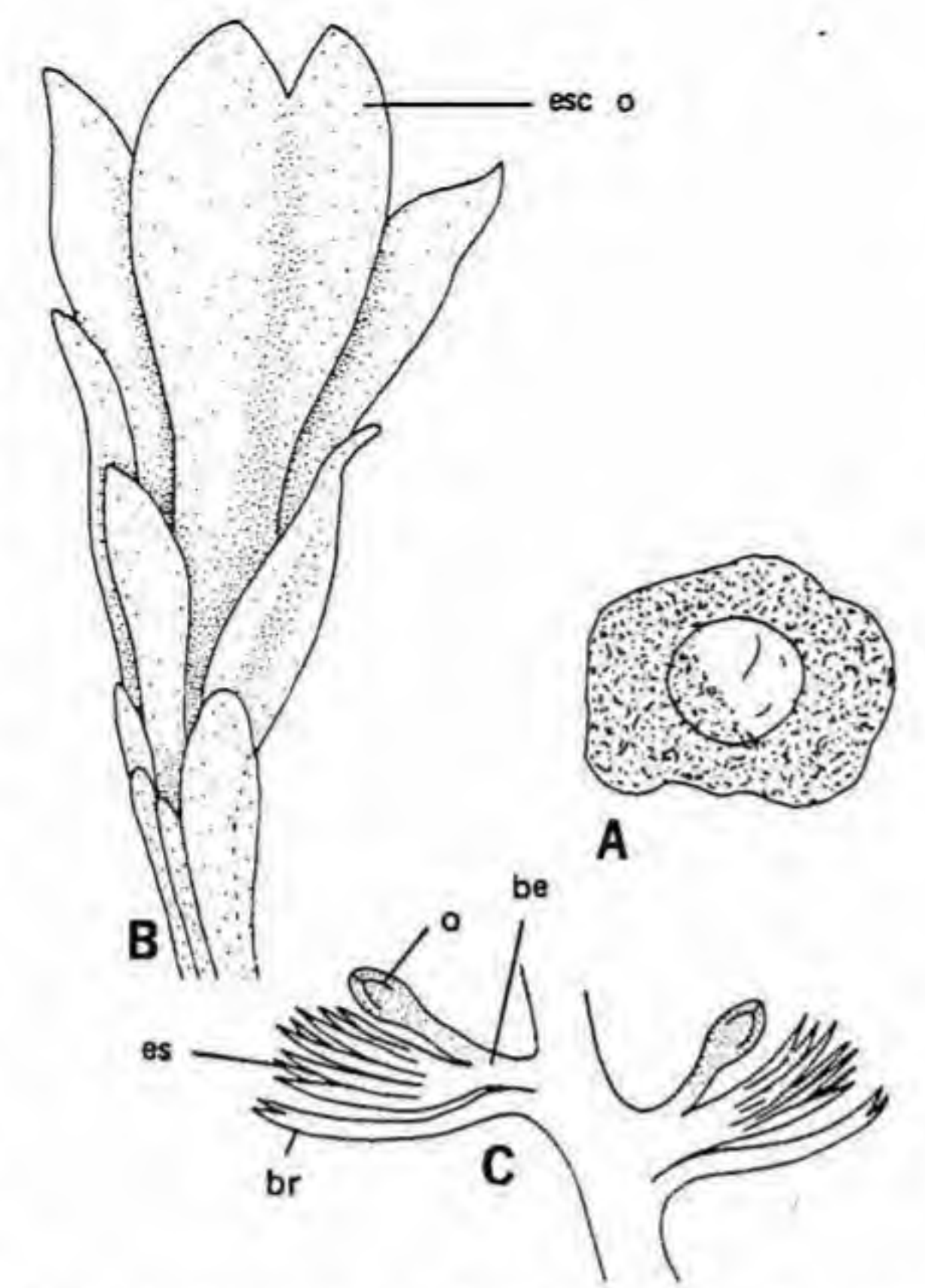


FIGURA 25-9 *Lebachia*: A, grano de polen aislado, mostrando el *corpus* central rodeado por el *saccus*, x 185; B, brote enano de un cono seminífero, donde pueden verse las escamas dispuestas en espiral y una sola escama ovulífera (*esc o*) en la parte superior, x 10; C, corte longitudinal de un cono seminífero con las brácteas (*br*), escamas estériles (*es*) y un solo óvulo (*o*) unido al brote enano (*be*), x 4. (Según Florin, con permiso de *Palaeontographica*.)

Distribución general de las familias. Las siete familias actuales están distribuidas por ambos hemisferios. Algunas de ellas, como las pináceas, son más características del hemisferio Norte, mientras que otras, como las araucariáceas, están más extendidas en el hemisferio Sur (tabla 25-1).

Aunque algunos géneros están en decadencia, otros parecen haber evolucionado bastante recientemente, por ejemplo, *Pseudotsuga*. En números absolutos de especies actuales, las coníferas representan sólo la veintava parte de los pteridófitos, y sólo una sexta parte de las monocotiledóneas. Sin embargo, aunque el número de géneros y de especies sea relativamente bajo, algunas de las coníferas como *Pinus*, son muy notables debido al gran número de individuos que los representan en ciertas regiones. Por ello, en cuanto a grupo, las coníferas están todavía entre los árboles forestales dominantes en el mundo, particularmente

TABLA 25-1
PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y DISTRIBUCIÓN DE LAS CONIFERALES

FAMILIA (número de géneros entre paréntesis)	AREA DE DISPERSION	CARACTERÍSTICAS GENERALES
Pináceas (10)	Casi totalmente en el hemisferio norte	Hojas aciculares; hojas y escamas del cono dispuestas en espiral; brácteas y escamas ovulíferas bien diferenciadas; granos de polen principalmente vesiculados
Taxodiáceas (10)	China, Japón, Formosa, Alemania, California, parte meridional de EE. UU. y México	Hojas y escamas del cono dispuestas en espiral; brácteas y escamas ovulíferas casi enteramente fusionadas; granos de polen pequeños y provistos de una papila
Cupresáceas (16)	Extendida por ambos hemisferios	Hojas y escamas del cono cíclicas; brácteas y escama ovulífera fuertemente fusionadas; polen pequeño y provisto de un pequeño poro
Araucariáceas (2)	Casi completamente en el hemisferio meridional	Hojas y escamas de los conos dispuestas en espiral; brácteas y escamas ovulíferas completamente fusionadas; óvulos solitarios; polen grande y no vesiculado
Podocarpáceas (7)	Principalmente en el hemisferio meridional, América central e Indias occidentales	Hojas planas y anchas con un solo o muchos nervios; óvulos terminales y simples; polen vesiculado
Taxáceas (5)	Principalmente en el hemisferio norte	Hojas planas y acuminadas; dispuestas en espiral; óvulos terminales y solitarios con arilo carnoso; polen redondeado y no vesiculado
Cefalotáxáceas (1)	China, Japón, parte tropical del Himalaya	Hojas planas y estrechas; dispuestas en espiral; escamas del cono decusadas; dos óvulos sobre cada escama ovulífera; polen circular y no vesiculado

en los bosques boreales del hemisferio Norte. Están adaptadas a condiciones mesofíticas o xerofíticas y ocupan la mayoría de nichos ecológicos, con la excepción de áreas como los desiertos extremos y la tundra. Representan nuestra principal fuente de madera y de productos forestales, incluyendo la pulpa de celulosa y el papel.

Morfología. Por su aspecto general, las coníferas son prácticamente todas arborescentes, y algunas alcanzan proporciones gigantescas. La mayor es *Sequoiadendron giganteum*, el "árbol grande" de California, con algunos ejemplares que superan los 10 m de diámetro, 90 m de altura y posiblemente 4000 años de edad. Unos pocos géneros, como *Juniperus*, son típicamente arbustivos. Ninguno de ellos es herbáceo.

La mayoría de las coníferas son monopódicas, con ramificación excurrente y verticilada o espiral (figs. 25-10 y 11). Algunas coníferas, como las pináceas, pierden las hojas de las ramas más viejas, mientras que otras, como las araucariáceas, conservan las hojas sobre casi todas las ramas más viejas. Varios géneros como *Pinus*, *Larix* y *Cedrus* tienen macroblastos y braquiblastos, como en *Ginkgo*. En *Pinus*, en la parte apical del braquiblasto, que se encuentra en la axila de una hoja escuamiforme, no fotosintetizadora, del macroblasto, se encuentran de una a ocho hojas dispuestas en espiral sobre el ápice (fig. 25-12 A). Los braquiblastos caen después de varios años, dejando un macroblasto revestido de escamas. En *Larix* y *Cedrus*, el número de hojas es variable, y éstas se encuentran dispuestas en espiral sobre el braquiblasto (fig. 25-12 B).

Las hojas de las coníferas son muy variables en tamaño, estructura y forma. En general, pueden reconocerse cuatro grupos morfológicos principales (fig. 25-13). 1) El primer grupo comprende hojas aciculares, de sección claramente tetragonal, provistas de un solo nervio; las poseen géneros como *Picea*, *Cedrus*, *Cryptomeria* y algunas especies de *Araucaria*, *Dacrydium* y *Podocarpus*. 2) Las hojas del segundo grupo son de contorno lineal o lanceolado y normalmente claramente aplanadas; tenemos ejemplos de ellas en *Sequoia*, *Taxodium* y *Metasequoia*, en las taxodiáceas; *Tsuga*, *Abies* y *Pseudotsuga*, en las pináceas; y en algunas especies de *Araucaria*, *Dacrydium* y *Podocarpus*. La forma lineal o lanceolada es la más común en las coníferas actuales. 3) Las hojas del tercer grupo están muy reducidas, son escuamiformes, apretadamente aplicadas sobre el tallo, se encuentran en la mayoría de los géneros de las cupresáceas, así como en *Sequoidendron*,



A



B

FIGURA 25-10 Aspecto de dos coníferas actuales: A, *Cedrus deodara* (obsérvense las ramas péndulas, con grupos de hojas perennes implantadas en braquiblastos), x 0,025; B, *Araucaria araucana* (las hojas son persistentes y muy afiladas, dispuestas sobre raras agrupadas en verticilos regulares), x 0,03.



A



B

FIGURA 25-11 Aspecto de dos coníferas actuales: A, *Larix laricina*, con hojas caducas implantadas en braquiblastos, x 0,025; B, *Abies* sp., con la forma piramidal característica del género, x 0,025.

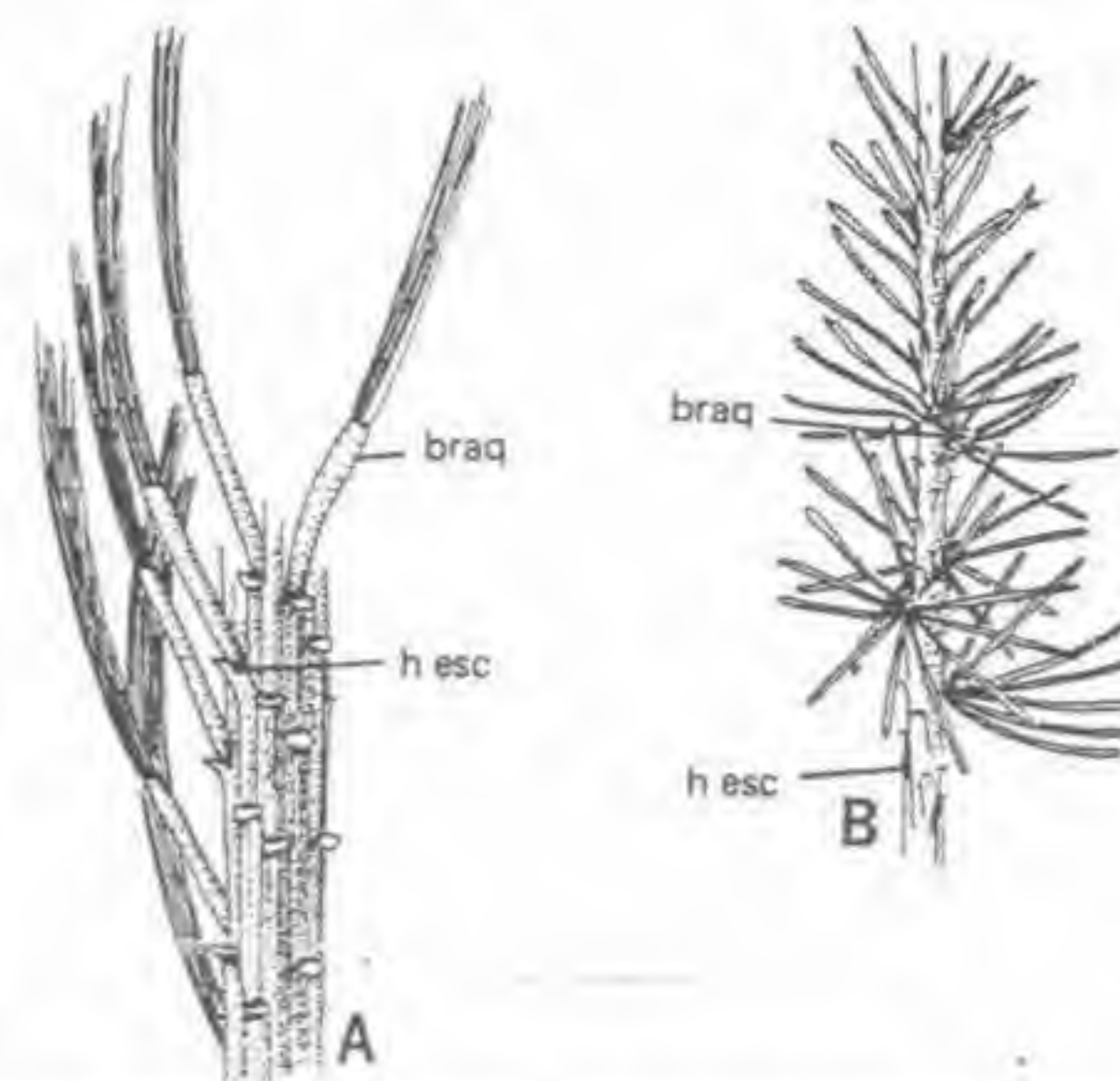


FIGURA 25-12 Disposición de las hojas en las coníferas: A, ramita de *Pinus* con braquiblastos (braq) que parten de las axilas de hojas escamiformes (h esc) y llevan acículas en su ápice, x 4; B, *Cedrus*, mostrando braquiblastos (braq) con hojas verdes, implantados en las axilas de hojas escamiformes (h esc), x 1.

Taxodium y en algunas especies de *Podocarpus*. 4) El cuarto tipo de hojas es el menos común entre las coníferas; se trata de hojas aplanadas, anchas, normalmente de contorno oval y con muchos nervios. La nerviación parece ser paralela pero en realidad es agudamente dicotómica. Este cuarto tipo se encuentra casi exclusivamente en coníferas del hemisferio sur, especialmente en *Agathis* y en algunas especies de *Araucaria* y *Podocarpus*.

La mayoría de las coníferas son de hoja perenne, pero algunos géneros son de hoja caduca (*Larix*, *Taxodium* y *Metasequoia*). En *Larix*, las acículas se desprenden de los braquiblastos; en *Taxodium* y *Metasequoia* son los brotes foliares completos los que caen cada otoño. Casi todas las hojas de las coníferas están adaptadas a condiciones xerofíticas. Típicamente, poseen una gruesa cutícula sobre una gruesa epidermis, con estomas hundidos en ella (fig. 25-14). Los estomas presentan un desarrollo de tipo haploqueilico, con células acompañantes prominentes que en algunos casos recubren parcialmente la abertura estomática, constituyendo de esta forma una abertura suplementaria de diámetro reducido. En las hojas de muchas coníferas los estomas se encuentran dispuestos en bandas longitudinales.

Inmediatamente debajo de la epidermis se encuentra una hipodermis de una a tres capas de

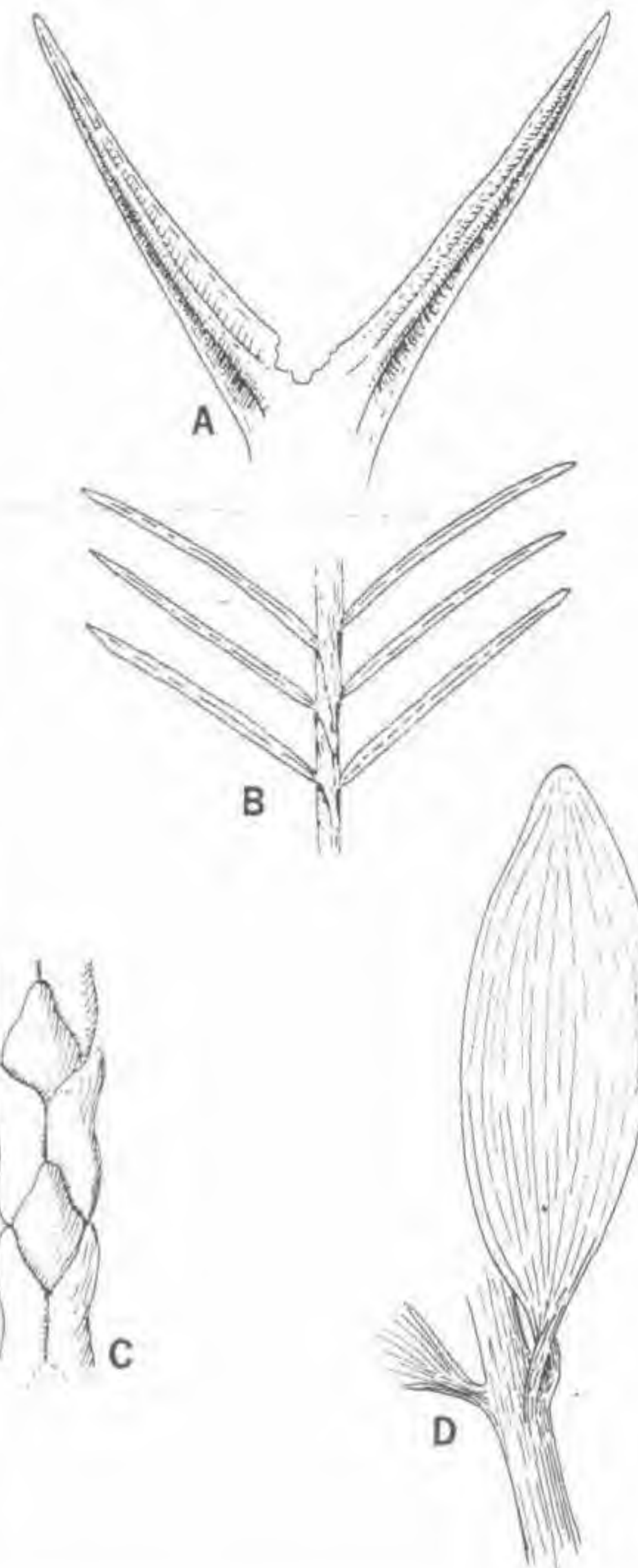


FIGURA 25-13 Tipos de hojas de coníferas: A, dos hojas de *Picea* con un nervio único y sección tetragonal, x 4; B, hojas de *Metasequoia* con el limbo aplanado e implantación opuesta sobre la ramita, x 2; C, hojas reducidas de *Cupressus*, dispuestas en dos filas sobre la ramita, x 4; D, hoja de *Agathis* mostrando el limbo ensanchado y los nervios progresivamente divididos dicotómicamente, x 0,75.

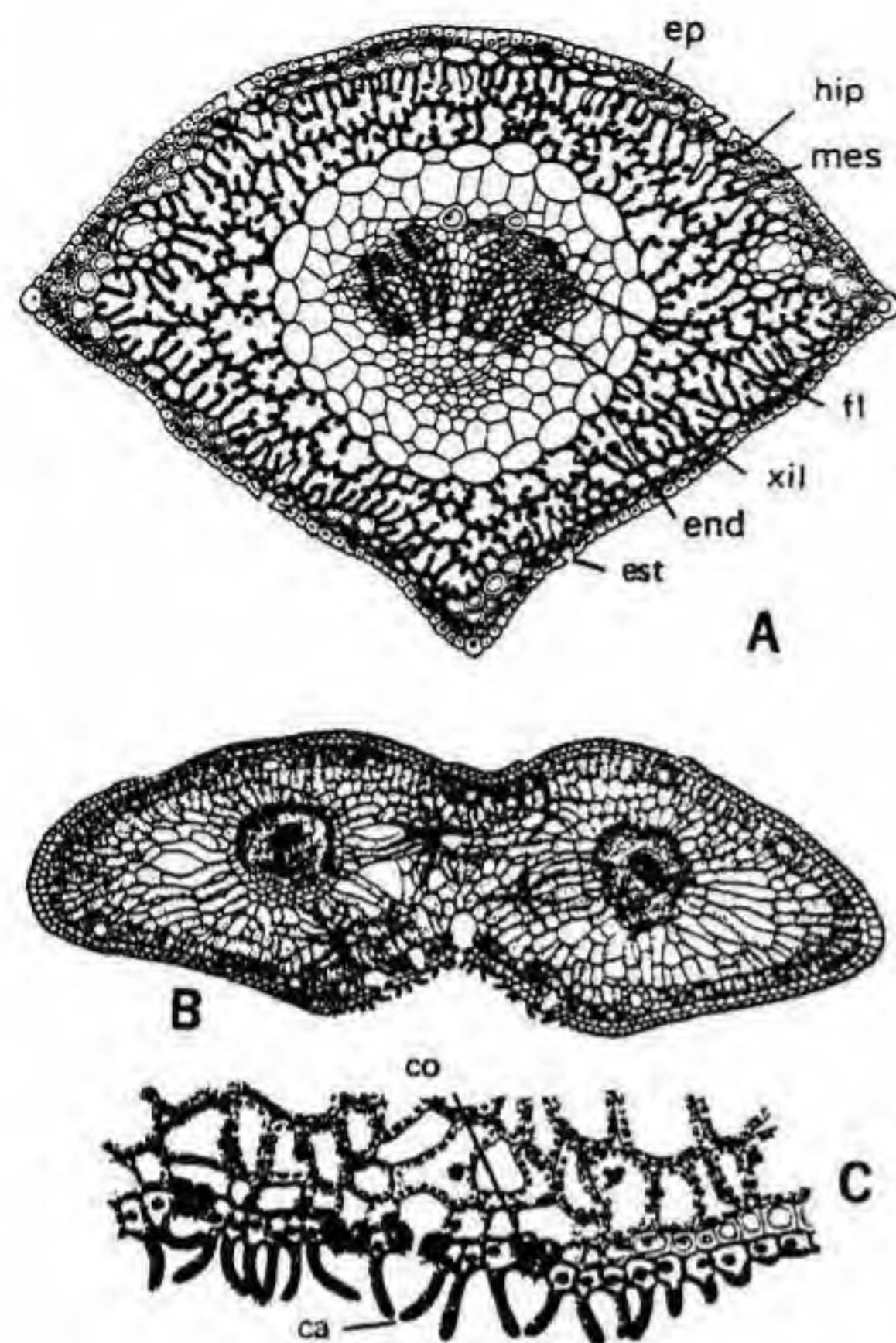


FIGURA 25-14 Anatomía de las hojas de las coníferas: A, corte transversal de una hoja de *Pinus*, x 60; B, corte transversal de una hoja de *Sciadopitys*, x 25; C, detalle ampliado de B, con células acompañantes que recubren parcialmente los estomas, x 250. *end*, endodermis; *ep*, epidermis; *ca*, célula oclusiva; *hip*, hipodermis; *mes*, mesofilo; *fl*, floema; *ca*, célula acompañante; *est*, estoma; *xil*, xilema. (A, según Brown, con permiso de Blaisdell Publishing Company; B, C, de *Gymnosperms*, por C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1935.)

células de pared gruesa. Este tejido rodea el tejido del mesofilo, que en las acículas y en las hojas escuamiformes está formado por células de membrana replegada, pero que en muchas de las hojas anchas y planas está diferenciada en parénquima en empalizada y parénquima lagunar. Pueden haber en ellas de uno a muchos haces vasculares —normalmente uno o dos en las acículas y hojas escuamiformes, y muchos en las hojas planas. En la mayoría de las hojas, cada haz está rodeado por una endodermis bien definida. Con frecuencia, de los haces vasculares hasta la endodermis se extienden paredes secundarias y poros

areolados, que probablemente tienen un papel en la conducción entre el mesofilo y el haz vascular; por ello, se designan con el nombre de tejido de transfusión.

Anatomía del tallo. Los tallos de todas las coníferas tienen una medula reducida, y el cilindro vascular primario y el córtex delgados (fig. 25-15). En cambio, muchos de ellos tienen un cilindro de xilema secundario muy ancho. La corteza puede tener 10 cm de grosor y en *Sequoiadendron* se han descrito ejemplares con corteza que alcanza los 100 cm de grosor. La corteza comprende el floema secundario y la peridermis, con grandes conductos resiníferos en muchos géneros. Los anillos de crecimiento que se observan en el xilema secundario son muy marcados, y su grosor varía según las condiciones ecológicas del año al cual corresponden. A partir del análisis de los anillos de crecimiento de los tallos de las coníferas se pueden establecer reconstrucciones de las fluctuaciones climáticas y quizás la edad de ciertos acontecimientos pasados. Los anillos son extremadamente delgados en las zonas en donde los períodos de crecimiento están limitados por factores climáticos o edáficos, como ocurre en las regiones del *muskeg*, en la zona subártica. En estas regiones, no es raro encontrar 200 anillos en un diámetro de 10 cm.

En algunos géneros el xilema secundario está constituido por traqueidas, parénquima radial y parénquima xilemático (fig. 25-16). Las traqueidas tienen poros areolados, con una fila única de poros en la mayoría de las coníferas, excepción hecha de las araucarias, que tienen dos o tres filas alternas (fig. 25-16 B). Al igual que en *Ginkgo*, las traqueidas contienen crásulas entre los poros areolados. Esta característica es común a todas las familias con excepción de las araucariáceas en donde sólo aparecen esporádicamente. No se atribuye ninguna función ni actividad a las crásulas. En *Taxus* y *Pseudotsuga*, en la parte interna de la pared secundaria se encuentra un engrosamiento terciario dispuesto en espiral. Se ha considerado que es el responsable de la elasticidad, gracias a la cual la madera de tejo se ha hecho famosa para construir arcos.

Los radios del xilema varían en longitud, anchura y profundidad; en muchos géneros tienen una sola célula de anchura (fig. 25-16 A). Además de poseer células de los parénquimas radiales, con poros simples, los radios xilemáticos de la mayoría de los géneros de las pináceas tienen de una a tres filas de células denominadas traqueidas radiales, dotadas de poros areolados y

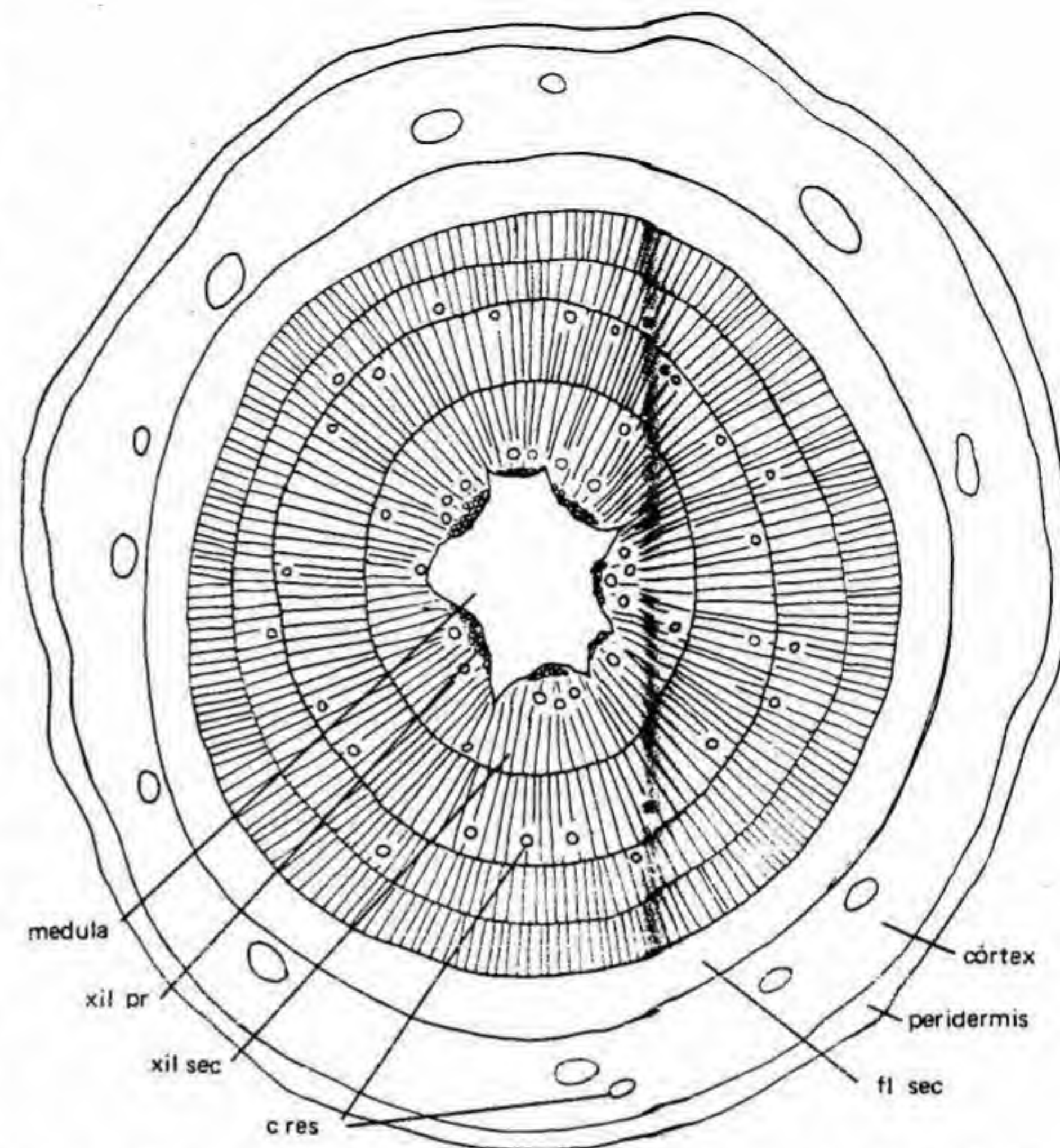


FIGURA 25-15 Corte transversal de una ramita de *Pinus* de cuatro años de edad, x 30. *xil pr*, xilema primario; *c res*, conductos resiníferos; *fl sec*, floema secundario; *xil sec*, xilema secundario.

carentes de protoplastos en ambos extremos de radio. En casos de tejido herido se han observado series graduales entre traqueidas ordinarias y traqueidas radiales, lo cual parece indicar un cierto origen de las radiales a partir de traqueidas regulares. Las células del parénquima radial se mantienen vivas por espacio de períodos variables y parecer tienen una actividad tanto conductora como de almacenaje de alimentos. Algunos radios tienen varias células de anchura y contienen conductos resiníferos. Estos se desarrollan por separación entre las células secretoras de resinas, formando un conducto central (fig. 25-16 C). Las células secretoras de resina se denominan células epiteliales; con frecuencia aumentan de tamaño hasta cerrar el conducto, y entonces se denominan tilosoides o tilides.

Los conductos resiníferos se forman también en sentido vertical, entre las traqueidas. En la

coníferas como *Pinus*, los conductos resiníferos parecen ser parte integrante de la madera. Sin embargo, en muchas otras coníferas, los conductos resiníferos parecen producirse en la madera principalmente como respuesta a las heridas. Los conductos resiníferos, o canales resiníferos, son también una característica típica de las hojas y de la corteza de muchas coníferas. La resina es altamente antiséptica y evita la invasión por ciertos microorganismos, tiene una acción muy eficaz para cerrar las heridas del árbol. A la presencia de abundante resina se atribuye la buena conservación de la madera de las coníferas en los diferentes sedimentos.

Cada año, todo el floema secundario se incorpora a la capa inferior de la corteza (fig. 25-17). El floema secundario contiene células cribosas, parénquima y fibras floemáticas. Las células cribosas alargadas forman áreas cribosas sobre

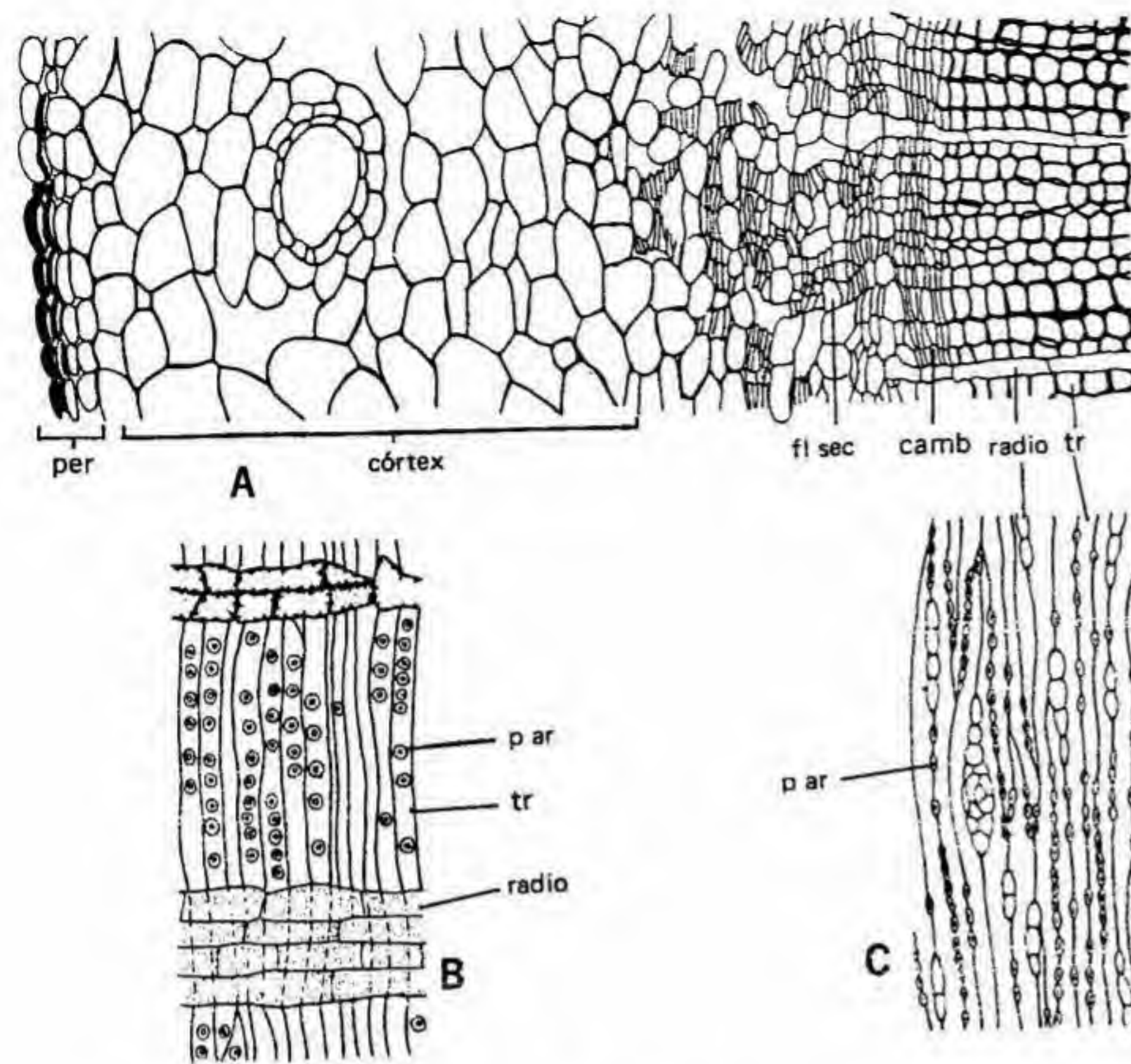


FIGURA 25-16 Anatomía del tallo de *Pinus*: A, corte transversal desde el xilema secundario hasta la superficie de la corteza, x 110; B, corte radial del xilema secundario, x 100; C, corte tangencial del xilema secundario, x 100. p ar, poro areolado; camb, cámbium; per, peridermis; fl sec, floema secundario; tr, traqueida.

las paredes radiales y especialmente sobre las paredes terminales que establecen contacto con las células siguientes. Ciertas células del parénquima floemático se encuentran con frecuencia llenas con un citoplasma denso y fuertemente coloreado. Se denominan células albumíferas (fig. 25-17 A). Aunque el floema de las coníferas no contiene células acompañantes, las células albumíferas parecen actuar como células acompañantes cuando se asocian con células cribosas.

Además del floema secundario, la corteza de las coníferas contiene pequeñas cantidades de floema primario desintegrado y una extensa peridermis (fig. 25-17 B). La peridermis y los tejidos que se encuentran por fuera se denominan corteza externa o ritidoma. En muchas coníferas, la peridermis forma placas lenticulares o concoidales en capas sucesivamente profundas, y las capas más antiguas y más externas se descaman y se desprenden (fig. 25-18). La corteza interna está

constituida por floema que contiene fibras distorsionadas y desintegradas.

Reproducción. Los sacos polínicos y los óvulos se encuentran en estróbilos o conos en todas las familias, excepción hecha de las podocarpaceas, cefalotaxáceas y taxáceas, que tienen óvulos terminales y no estróbilos.

La mayor parte de los géneros son monoicos, pero se han descrito algunos dioicos. Algunas familias, como la de las cupresáceas, poseen tanto géneros monoicos como dioicos. Aunque no existen pruebas directas, se admite en general que el tipo dioico derivó del monoico —principalmente debido a que en la mayoría de los grupos vegetales, desde las algas hasta las angiospermas, la evolución parece haber tendido hacia la separación de los sexos.

En todas las familias, los órganos poliníferos son androstróbilos reunidos sobre pequeñas ramas, con frecuencia, en las ramas inferiores del

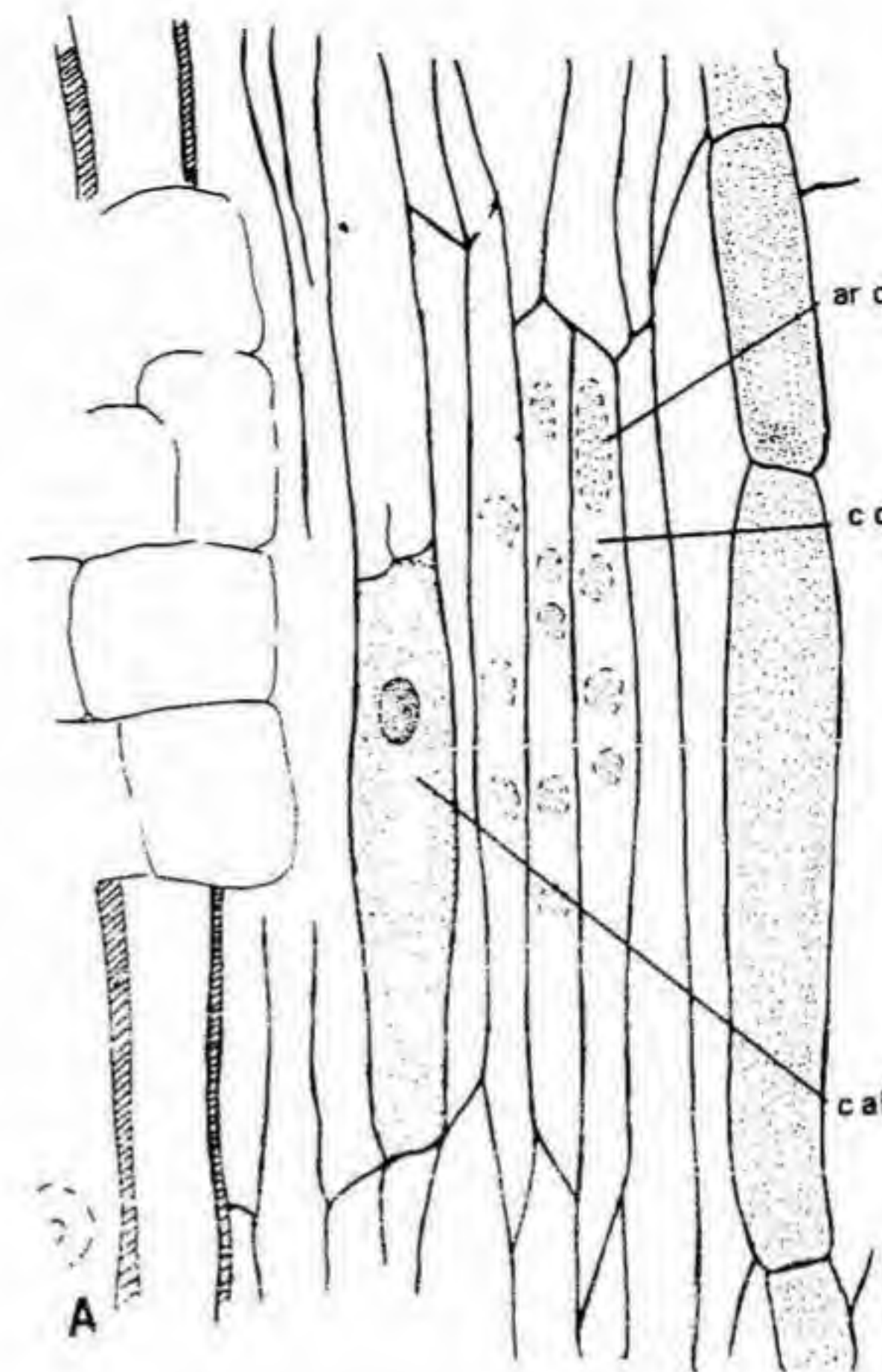


FIGURA 25-17 Anatomía del tallo de *Pinus*: A, corte longitudinal del cámbium y floema secundario, con las células cribosas (c c), con áreas cribosas (ar c) y una célula albumífera (cal), x 1000; B, corte transversal de la peridermis (per), donde puede verse el cámbium suberógeno o felógeno (felog), las células suberosas o feloma (fel) y las células internas de la felodermis (felod), x 800.

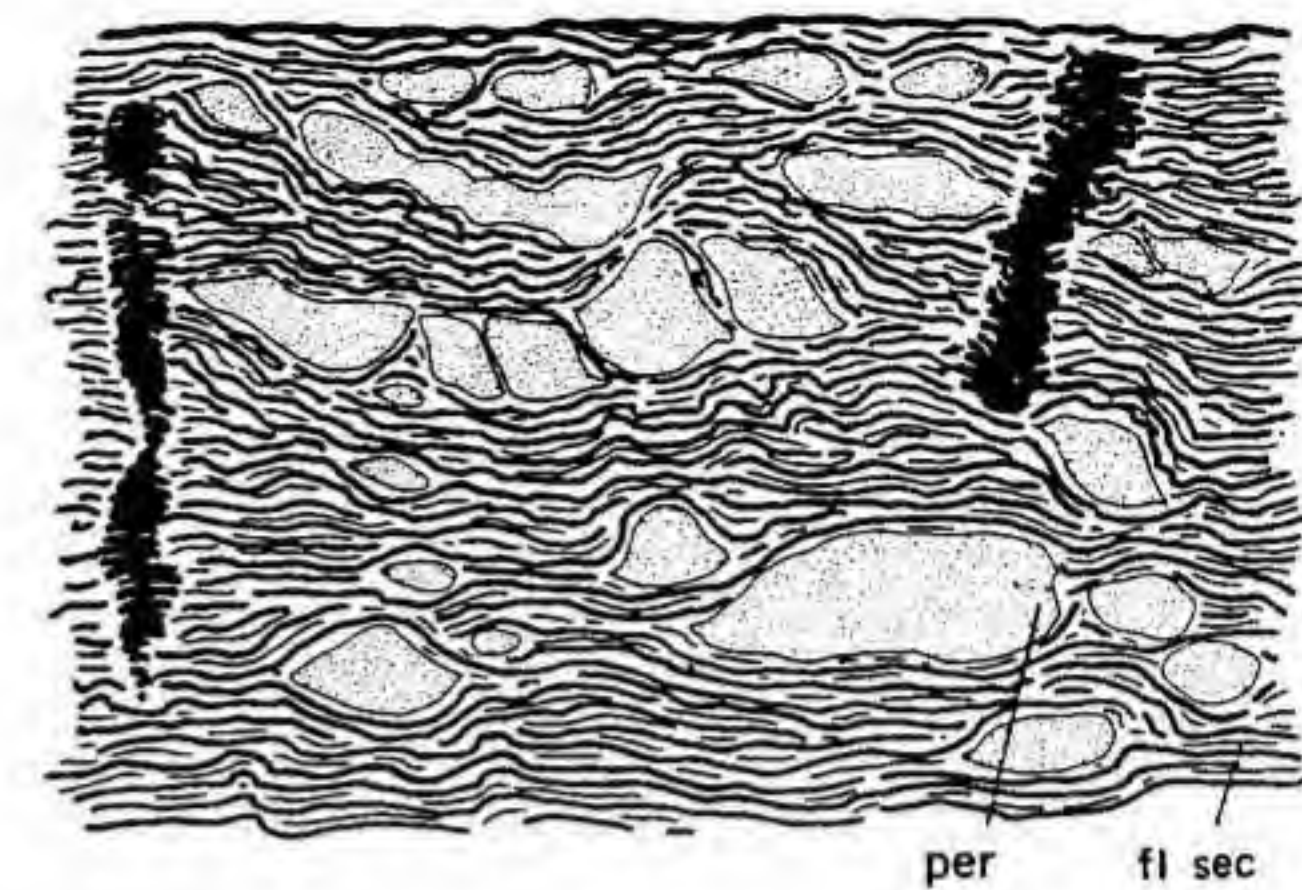


FIGURA 25-18 Corte transversal de la corteza de *Pseudotsuga*, con fragmentos lenticulares de peridermis (per) que han quedado incluidos en el floema secundario (fl sec), x 1.

árbol (fig. 25-19). La longitud de los androstróbilos varía desde 2 mm en *Juniperus communis* hasta 12 cm en algunas especies de *Araucaria*. En todas las familias, con la excepción de las cupresáceas, los androsporofilos están dispuestos en espiral sobre el eje; en las cupresáceas son cíclicos. Los esporofilos están tan regularmente dispuestos que parecen estar alineados en filas verticales (fig. 25-19 C, D). El tamaño y la forma de los androsporofilos es muy variable. En algunas especies como en *Araucaria cunninghamii*, el esporofilo es prácticamente imposible de distinguir de una hoja. Sin embargo, en la mayoría de las coníferas, el androsporofilo está modificado y tiene un tamaño reducido. En la figura 25-20 pueden observarse diversos tipos de androsporofilos.

En la mayoría de las coníferas, los androsporangios están implantados en la superficie abaxial del esporofilo. El número de esporangios varía de 2 hasta más de 15, y los mayores números se encuentran entre las araucariáceas. Los esporangios se encuentran en posición terminal, sobre cortos pedúnculos ramificados en las taxáceas y en las cefalotaxáceas de modo parecido a la disposición que se encuentra en *Ginkgo*. Los granos de polen de las coníferas tienen una morfología variable (fig. 25-21). El tamaño, varía desde 20 a 150 micras aproximadamente. Todos los granos tienen una pared compuesta por dos capas principales: una capa interna y fina denominada intina y otra externa, más gruesa, la exina. En casi todos los granos, la exina está a su vez estratificada según una o varias capas diferenciadas. La capa externa de la exina está con frecuencia

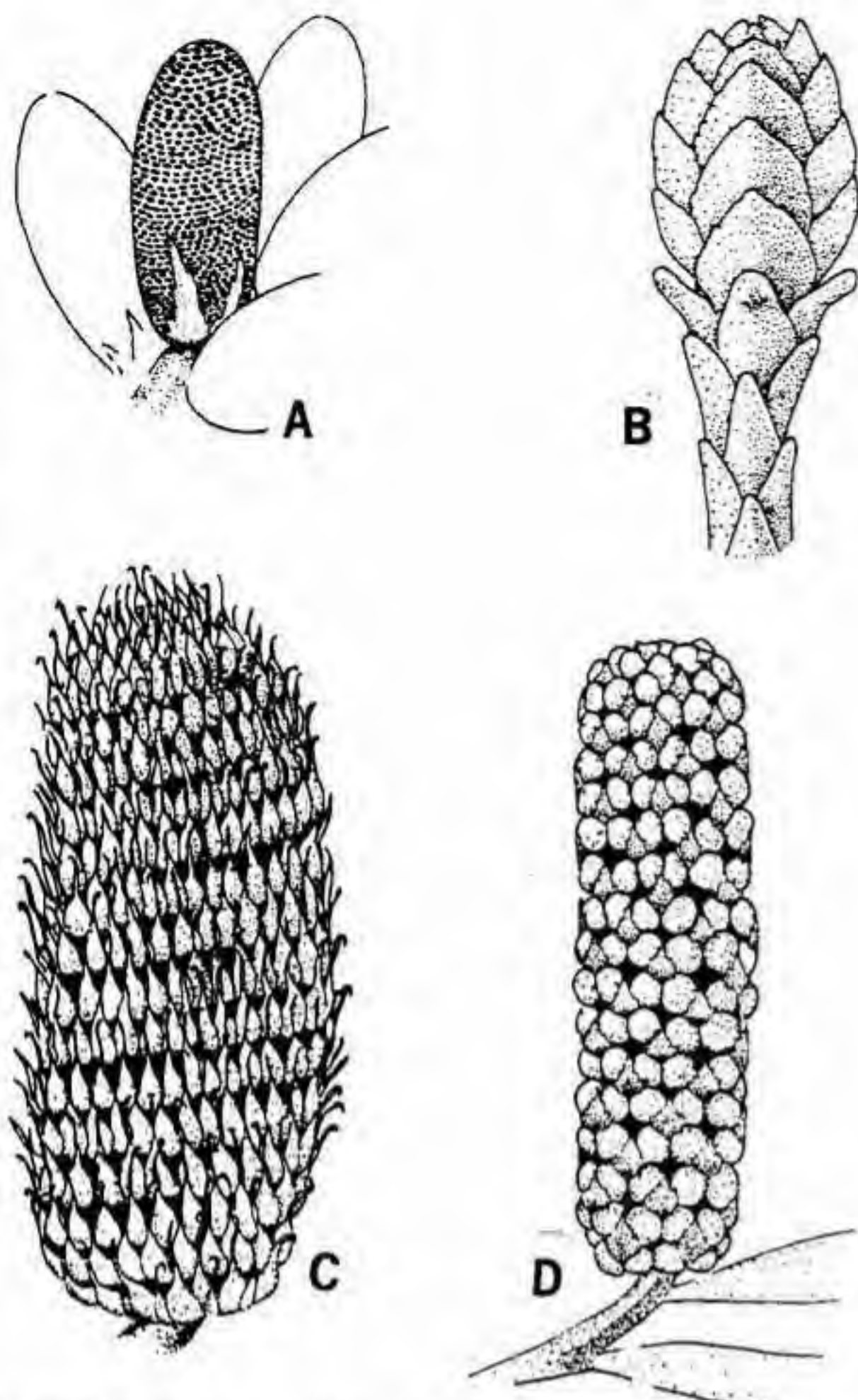


FIGURA 25-19 Aspecto de algunos androströbilos de coníferas: A, *Pinus*, x 3; B, *Cupressus*, x 5; C, *Araucaria*, x 2; D, *Podocarpus*, x 2.

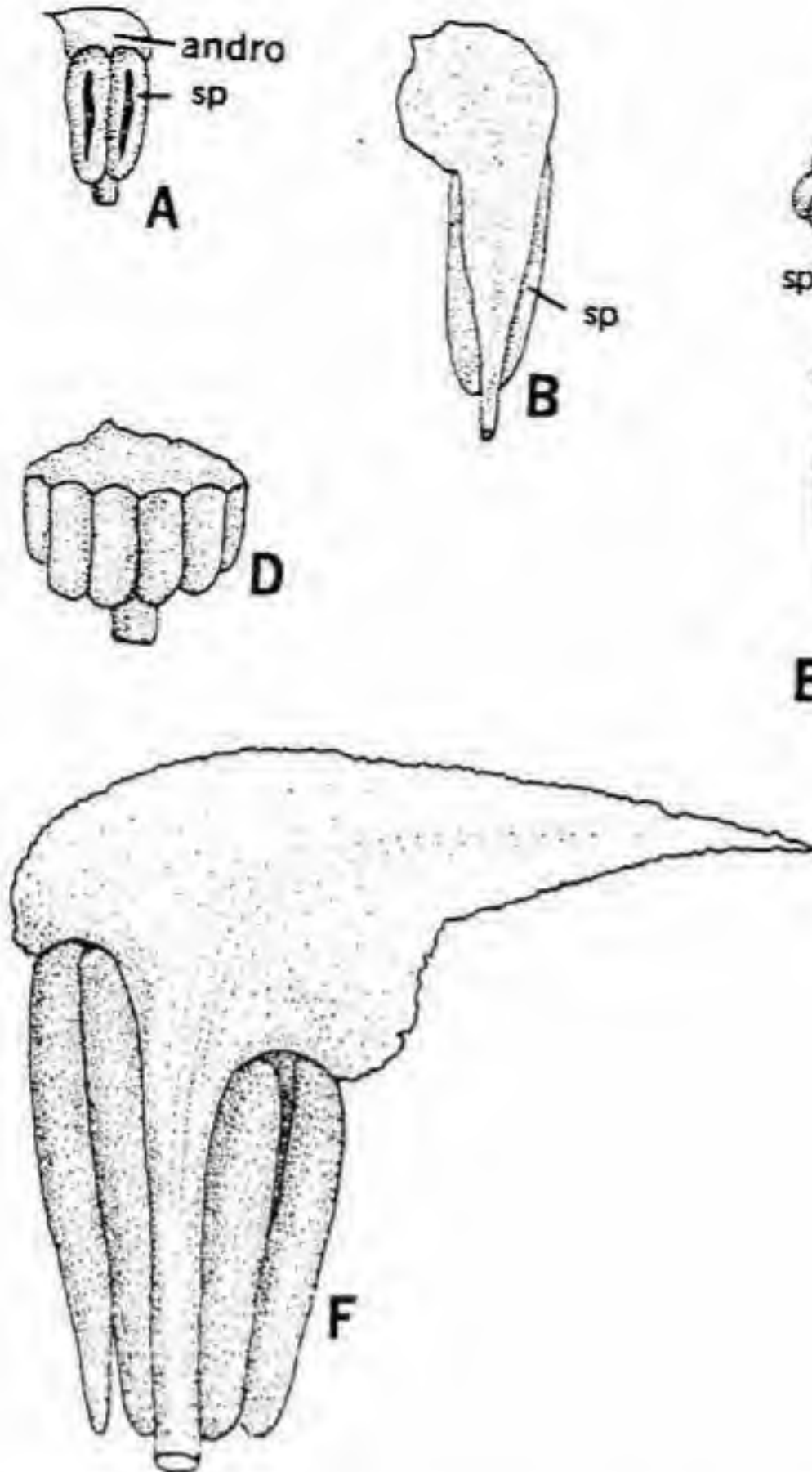


FIGURA 25-20 Androsporofilos (andro) y sacos polínicos (sp) de algunas coníferas, x 8: A, *Pinus*; B, *Picea*; C, *Cryptomeria*; D, *Cupressus*; E, *Agathis*; F, *Araucaria*. (De *Gymnosperms*, de C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1935.)

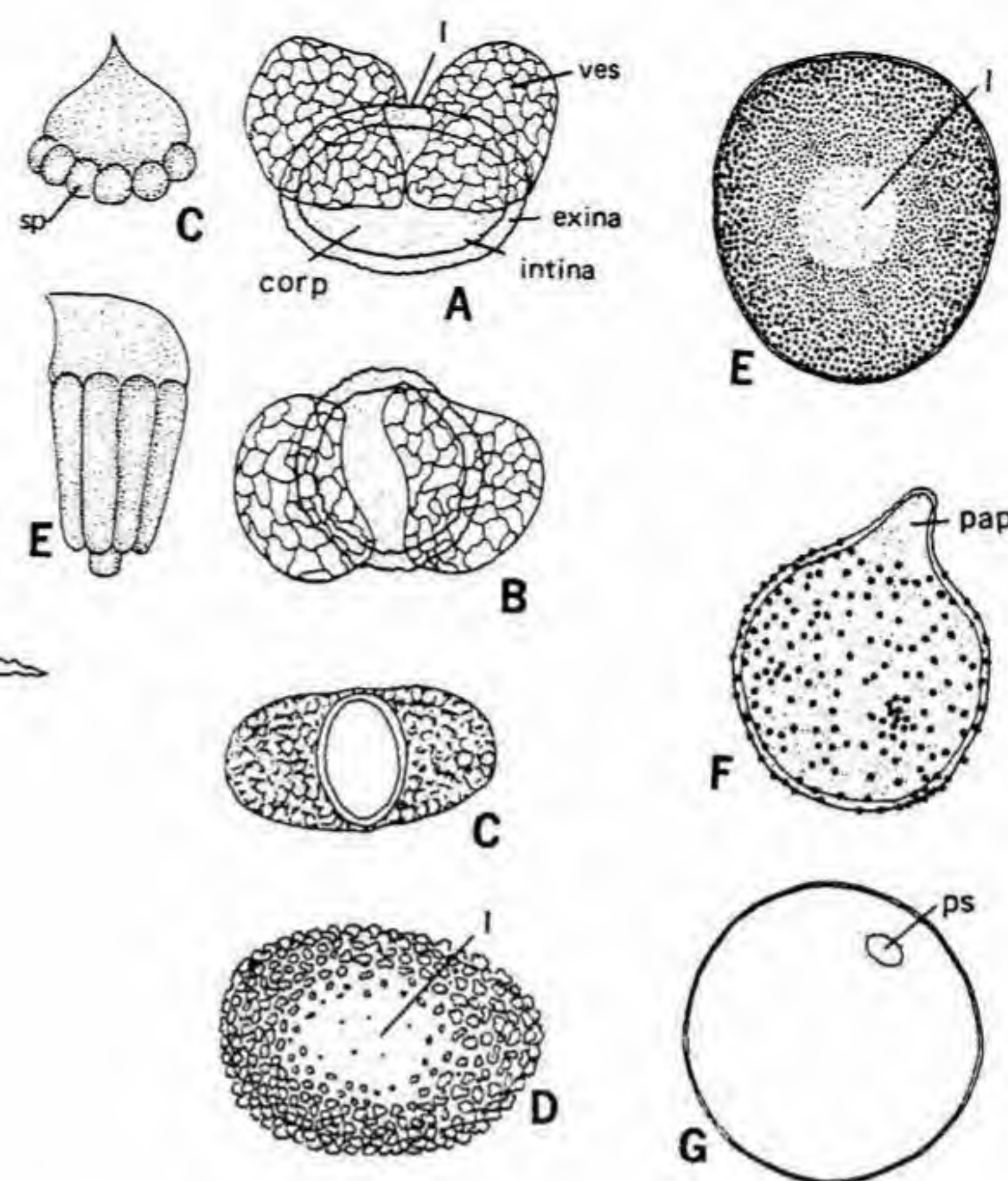


FIGURA 25-21 Granos de polen de algunas coníferas: A, B, *Pinus* (A, vista lateral; B, vista distal); C, *Podocarpus*; D, *Sciadopitys*; E, *Araucaria*; F, *Sequoia*; G, *Chamaecyparis*. A-E, x 500; F, G, x 1000. corp, corpus; l, leptoma; pap, papila; ps, pseudoporo; ves, vesícula alar.

célula tubular. En muchas coníferas, el polen se dispersa a partir de este momento. Si un grano penetra por el micrópilo, y las condiciones son favorables, el desarrollo del androgametófito continúa. A medida que el núcleo del tubo migra hacia el ápice del tubo polínico, la célula generativa se divide hasta formar una célula estéril y una célula andrógena (fig. 25-22 E). En la mayoría de los casos, la célula andrógena se encuentra entre el núcleo del tubo y la célula estéril. A medida que el tubo se alarga, la célula estéril pierde su pared, y junto con la célula andrógena empieza a dirigirse al interior del tubo polínico. Inmediatamente antes de la fecundación, la célula andrógena se divide para formar dos androgametos (fig. 25-22 F). En las coníferas se encuentran dos tipos de androgametos: uno de ellos altamente organizado, con un núcleo y una pared bien definida; el otro, sin pared y con una fina cubierta de citoplasma. En ambos grupos, los androgametos carecen completamente de flagelos o de otro tipo de apéndices para la locomoción.

En casi todas las coníferas el tubo polínico crece atravesando la nucela hasta que la punta del tubo llega a un arquegonio. En este momento el ápice del tubo polínico se disgrega, y los androgametos son descargados al interior del arquegonio. Uno de los gametos se fusiona con el óvulo, y el otro aborta. El citoplasma del androgameto persiste después de su unión con el óvulo, formando un denso recubrimiento sobre el cigoto. En *Pinus*, y por lo menos algunas otras coníferas, no existe fusión ni maduración de núcleos. En su lugar, los dos juegos de cromosomas se mantienen uno junto a otro hasta que se juntan en un grupo sobre un solo huso acromático durante la primera mitosis del óvulo fecundado.

Los óvulos se forman dentro de conos en todos los casos, excepto en las podocarpáceas, cefalotaxáceas y taxáceas, en donde están unidos de uno en uno o a pares a los ápices de cortos pedúnculos. Los conos de las otras cuatro familias son estructuras complejas, como en las cordaitales y en las lebaquiáceas. Están formados por brácteas con una escama ovulífera fija a la parte basal de la superficie adaxial de cada bráctea (fig. 25-23). Si bien en las cupresáceas, las brácteas son verticiladas, están dispuestas en espiral en las pináceas, taxodiáceas, y araucariáceas. Las brácteas y las escamas ovulíferas son prácticamente libres entre sí en las pináceas, pero están soldadas en un grado mayor o menor en las cupresáceas, taxodiáceas y araucariáceas (fig.

un solo cono de *Araucaria*. En general, sólo unos pocos de entre los millones de granos de polen dispersados alcanzan un micrópilo para realizar la polinización y la fecundación.

La cantidad de tejido gametofítico originado por el polen varía según el género y, en menor grado, según la familia. En las araucariáceas y podocarpáceas, las primeras dos o tres células protálicas continúan dividiéndose para formar varias o muchas células. Las pináceas tienen dos células protálicas, mientras que la mayoría de los géneros de taxodiáceas y de cupresáceas carecen de ellas. Las fases que siguen al desarrollo de las células protálicas y de los primordios anteridiales a partir de la célula androspórica son casi idénticas a las de los cicadófitos y a las de *Ginkgo* (fig. 25-22). Al principio, el primordio anteridial se divide para formar una célula generativa y una

granos saccatos o vesiculosos, el leptoma se encuentra entre las vesículas alares; en los granos desprovistos de dichas vesículas, forma cortas papilas de aspecto variado (taxodiáceas), una pequeña apertura (algunos géneros de cupresáceas), o simplemente un área débilmente delimitada (*Tsuga*, *Athrotaxis*, *Callitris*). En casi todos los casos el tubo polínico se forma por evaginación de la intina a nivel del leptoma.

Todas las coníferas son anemófilas, es decir polinizadas por medio del viento. Los granos de polen son liberados en épocas distintas del año, según sea la latitud, la altitud o el clima. Algunos llegan a varios cientos de kilómetros de distancia de los árboles productores, pero la mayoría parecen depositarse a distancias más cortas. La producción de polen es con frecuencia prodigiosa, y se ha estimado en varios millones de granos por

ornamentada con foseas, gránulos, relieves reticulados u otros tipos de ornamentación. En general, esta ornamentación no es particularmente distintiva de géneros o especies, pero en algunos casos puede ser empleada en su identificación. Como se mencionaba más arriba, en la mayoría de los géneros de las pináceas y las podocarpáceas, la exina de los granos de polen se extiende formando vesículas aéreas o alas. Estas alas se encuentran en número de una o varias y su tamaño, ornamentación y tipo de unión al corpus del grano es variable. La mayoría de los géneros actuales tienen dos vesículas alares unidas a la superficie distal del corpus.

La mayoría de los granos de polen de las coníferas tienen una capa especializada de la exina que se desarrolla en el polo distal del grano. Se la denomina leptoma (fig. 25-21 E). En los

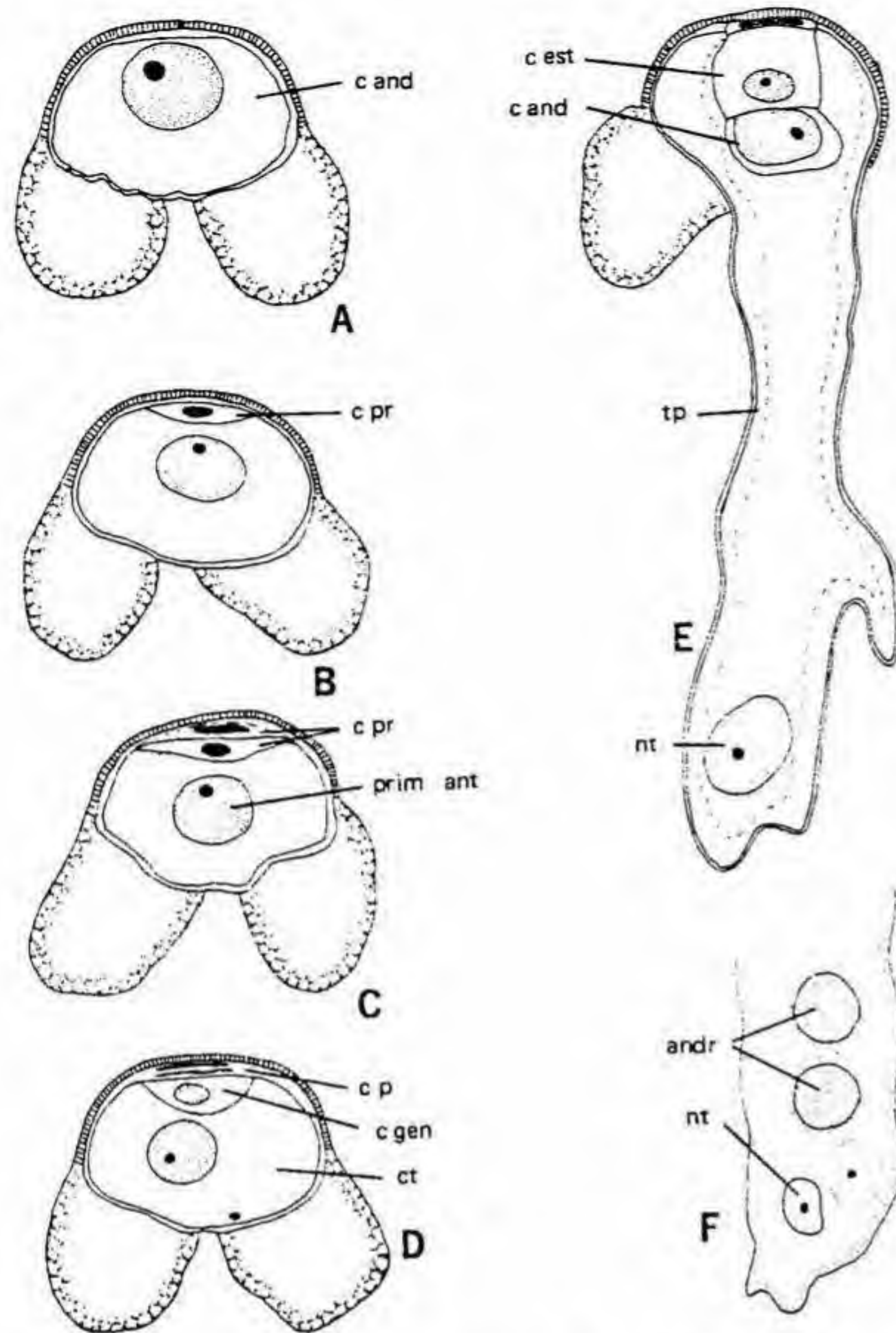


FIGURA 25-22 Desarrollo del androgametófito de *Pinus*, x 500: A, grano de polen con una célula androsporal (*c and*); B, primera célula protálica (*c pr*) y primordio anteridial (*prim ant*), formados por división de la célula androsporal; C, se ha formado la segunda célula protálica; D, el primordio anteridial ha producido una célula generativa (*c gen*) y una célula del tubo (*c t*); E, el núcleo del tubo (*n t*) se ha desplazado hasta el extremo del tubo polínico (*tp*); y la célula generativa se ha dividido para formar una célula estéril (*c est*) y una célula andrógena (*c and*); F, la célula andrógena se ha dividido para producir dos androgametos (*andr*), mientras que el núcleo del tubo continúa en la parte apical del tubo polínico; *c p*, cámara polínica. (A-E, de *Morphology of Gymnosperms*, de J. M. Coulter y J. C. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1910 y 1917; F, según Coulter.)

25-23 C). Aunque la bráctea es de ordinario mucho más pequeña que la escama ovulífera, crece hasta superar la escama en *Pseudotsuga* (fig. 25-23 B), *Larix* y *Abies*. Tanto la bráctea como la escama tienen un gran número de formas y tamaños, que son característicos de cada género e

incluso de cada especie en todas las familias. Estas diferencias son con frecuencia muy valiosas de cara a la identificación de las especies.

Sobre el origen y la estructura de la bráctea y de la escama de los ginostrobilos de las coníferas se ha centrado el tema de muchas controversias.

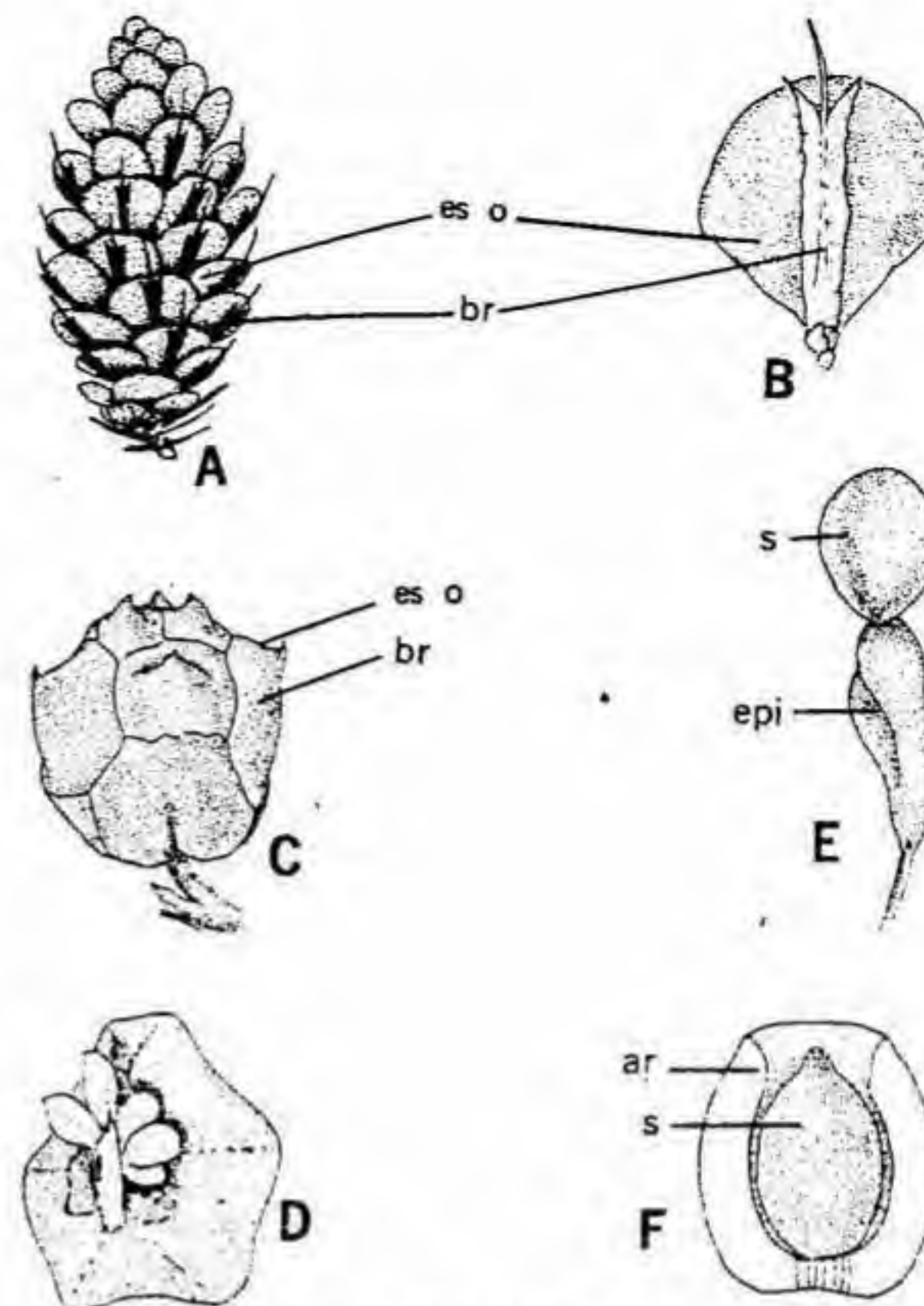


FIGURA 25-23 Ginostrobilos de algunas coníferas: A, B, *Pseudotsuga*, obsérvense las brácteas (*br*), que salen fuera de las escamas ovulíferas (*es o*); A, x 0,5; B, x 1. C, D, *Cupressus* (la bráctea y las escamas ovulíferas están casi enteramente soldadas, y algunos óvulos están implantados en cada escama), C, x 0,5; D, x 1. E, *Podocarpus*, con el epimacio (*epi*) que sostiene una sola semilla (*s*), x 0,5. F, *Taxus*, con el arilo carnoso (*ar*), que rodea cada semilla, x 2.

Al principio se consideraba que la bráctea derivaba, con especial probabilidad, de una hoja. Sin embargo, la escama ovulífera ha sido homologada a muchas estructuras, y entre ellas, a una rama aplanada situada en la axila de una hoja (la bráctea), a una lígula, a un carpelo abierto, a una placenta, a los integumentos soldados de dos óvulos, a una hoja de un brote axilar, a las primeras dos hojas de un brote axilar fusionadas a lo largo de uno de sus brotes. Una clave para descifrar el probable origen y evolución de las escamas ovulíferas puede encontrarse quizás en la orientación opuesta del xilema y del floema en la bráctea y en la escama ovulífera de las coníferas actuales (fig. 25-24 C). En la bráctea, el floema de los haces vasculares se encuentra en la parte interior (abaxial) del xilema, en la disposición normal de una hoja respecto al tallo. En cambio, en la escama ovulífera el floema se encuentra en la

parte superior (adaxial) del xilema. La explicación más probable de esta orientación puesta consiste en que la escama ovulífera debe representar un esporofilo originariamente unido a la superficie superior (adaxial) del braquiblasto, como en *Cordiaanthus* o en *Lebachia* (fig. 25-24 A, B). En realidad, como puede verse en la figura 25-24 B, ésta es la orientación del esporofilo ovulífero aplanado en el género *Lebachia*. Esta orientación del esporofilo explicaría que el xilema se encontrara en la parte superior del xilema. Como quedó demostrado por Florin, la reducción del braquiblasto parece haber tenido lugar en la serie evolutiva que conduce desde *Cordiaanthus* a varios esporofilos, hasta *Lebachia*, con un esporofilo sobre la superficie adaxial, y hasta las coníferas actuales, en las cuales la escama ovulífera es todo lo que queda del eje enano fértil (fig. 25-24 C).

Los óvulos están unidos a la superficie adaxial de la escama ovulífera en número que varía de uno a siete. Se encuentran orientados en dos formas principales. En las pináceas, araucariáceas, y en muchas de las podocarpáceas, el micrópilo está dirigido hacia el eje del cono. En las cupresáceas, taxáceas, y en la mayoría de los géneros de taxodiáceas, el micrópilo está dirigido en dirección opuesta al eje.

Todos los óvulos tienen un solo integumento, libre o parcialmente fusionado con la nucela (fig. 25-25 A). A diferencia de los angiospermos y de *Ginkgo*, no existe cámara polinaria ni pico nucelar. En el integumento se distingue una capa externa carnosa, otra intermedia papírea y otra interna también carnosa. La capa externa es delgada y de ordinario se desprende. Los óvulos de la mayoría de las coníferas carecen de tejido vascular, pero algunos de ellos tienen haces vasculares en la base. Sólo *Podocarpus* tiene haces vasculares que se extienden hasta llegar al ápice del integumento.

En algunas especies de coníferas la semilla va unida a un ala. En *Pinus*, ésta es larga y aplanada y ayuda a la dispersión por el viento de la semilla. En realidad el ala no es una parte de la semilla, sino la superficie superior de la escama ovulífera que se desprende en el momento de la maduración de la semilla.

Los óvulos de las taxáceas, cefalotaxáceas y podocarpáceas están recubiertos por una proliferación carnosa del pedúnculo, denominado arilo en plantas de las dos primeras familias, y un epimacio en las podocarpáceas (fig. 25-23 E, F). El origen de estas cubiertas accesorias es discutible. Algunos investigadores indican que pueden

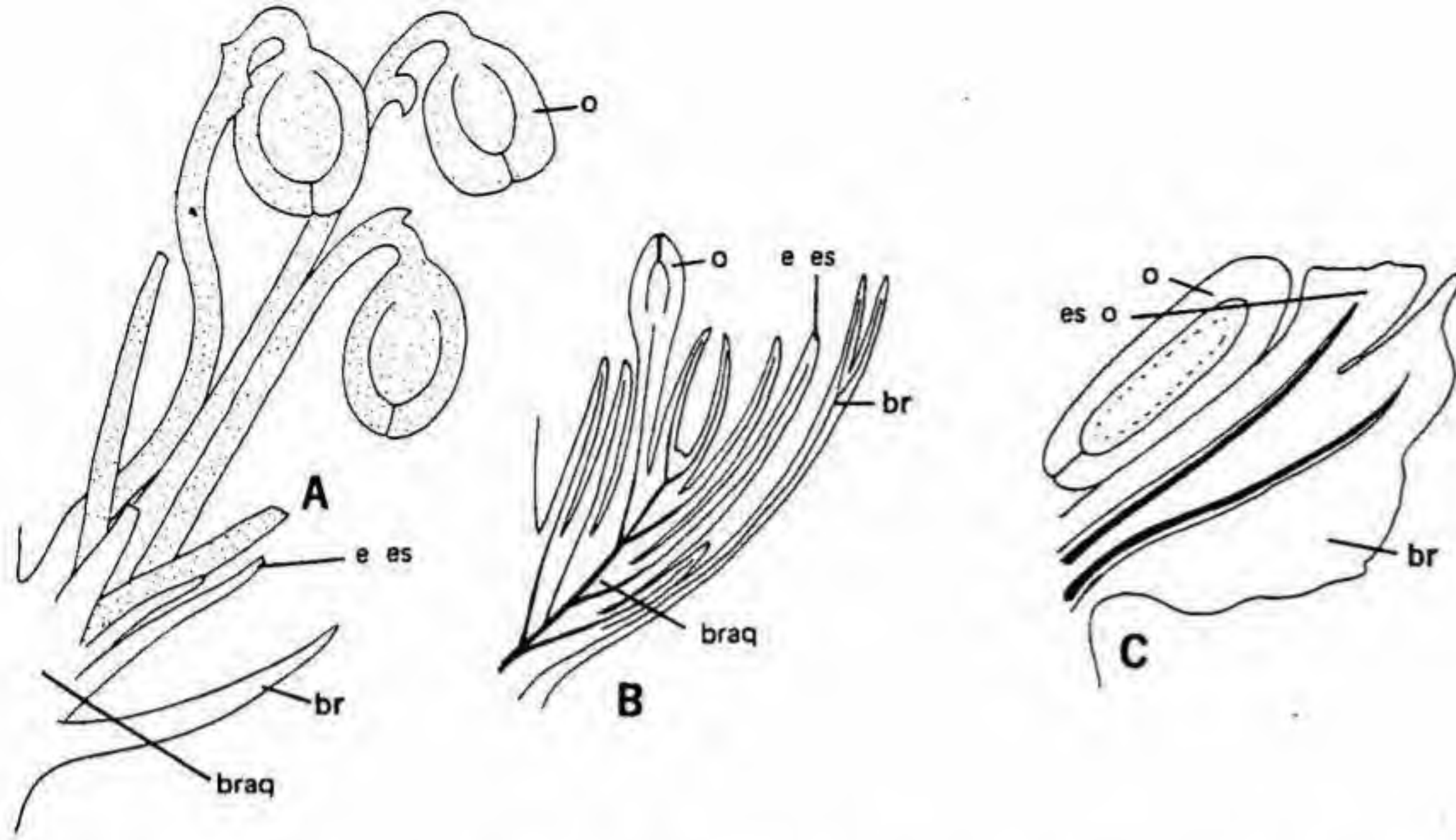


FIGURA 25-24 Evolución probable de los ginostrobilos de los coniferófitos: A, *Cordaites*, con varios óvulos (o) y escamas estériles (e es) unidas al braquiblasto en la axila de una bráctea (br), x 2; B, *Lebachia*, en donde los óvulos están reducidos a uno solo implantado en el braquiblasto (braq) con escamas estériles, también en la axila de una bráctea, x 4; C, *Pinus*, con dos óvulos unidos a cada escama ovulífera (es o) que casi con certeza es homóloga de la escama portadora del óvulo que se encuentra en *Lebachia*, x 5. (A, B, según Florin, con permiso de *Palaentographica*.)

tratarse de un segundo integumento y otros afirman que representa una escama ovulífera modificada; esta última explicación parece más razonable.

El desarrollo del ginogametófito es muy parecido al que se encuentra en los cicadófitos y en *Ginkgo*. La célula madre de la espora se desarrolla hipodérmicamente, algunas veces a una gran profundidad en el interior de la nucela (fig. 25-25 A). En cada meiosis se forman cuatro ginósporas, prácticamente siempre en una tétrade lineal (fig. 25-25 B). Por regla general sólo una de ellas se desarrolla, pero se sabe de otras varias que se mantienen funcionales hasta llegar a la fase de núcleos libres en *Taxus*. La ginóspora crece mucho, sufriendo divisiones nucleares libres (fig. 25-25 C). Después se formarán las paredes en dirección centripeta, produciendo una masa central de células gametofíticas, con las células próximas al extremo correspondiente a la cálaza cargadas de sustancias nutritivas.

En todas las coníferas, los arquegonios proceden de la diferenciación de células superficiales en el extremo micropilar o a lo largo de los flancos de la nucela (fig. 25-25 D). El número de arquegonios que se desarrollan es variable, desde

1 a 2000. Hay dos tipos principales de disposición de los arquegonios. En la mayoría de las familias cada arquegonio está separado de los demás por células protálicas. En las cupresáceas y en las taxodiáceas, los arquegonios se disponen en grupos. Algunos géneros de estas dos familias tienen el grupo de arquegonios situado directamente detrás del micrópilo, mientras que otros tienen dicho grupo situado sobre la pared lateral del gametófito.

Normalmente los arquegonios desarrollan dos filas de células del cuello, cada una de ellas con cuatro células (fig. 25-25 E, F). En ocasiones existen ocho células en cada fila, en algunos casos no más de dos. Se encuentran casos extremos en *Tsuga canadensis* con sólo una fila de dos células del cuello, y en *Austrotaxus* con una fila de 16 células. No existen células del canal del cuello. En las pináceas, el núcleo del canal del vientre está separado del óvulo por una pared. En las demás coníferas, esta pared no se forma. Las coníferas provistas de una pared celular que rodea el núcleo del canal ventral tienen también membranas gruesas alrededor de los androgametos; el caso inverso también es cierto.

Después de la fecundación, el cigoto sufre un

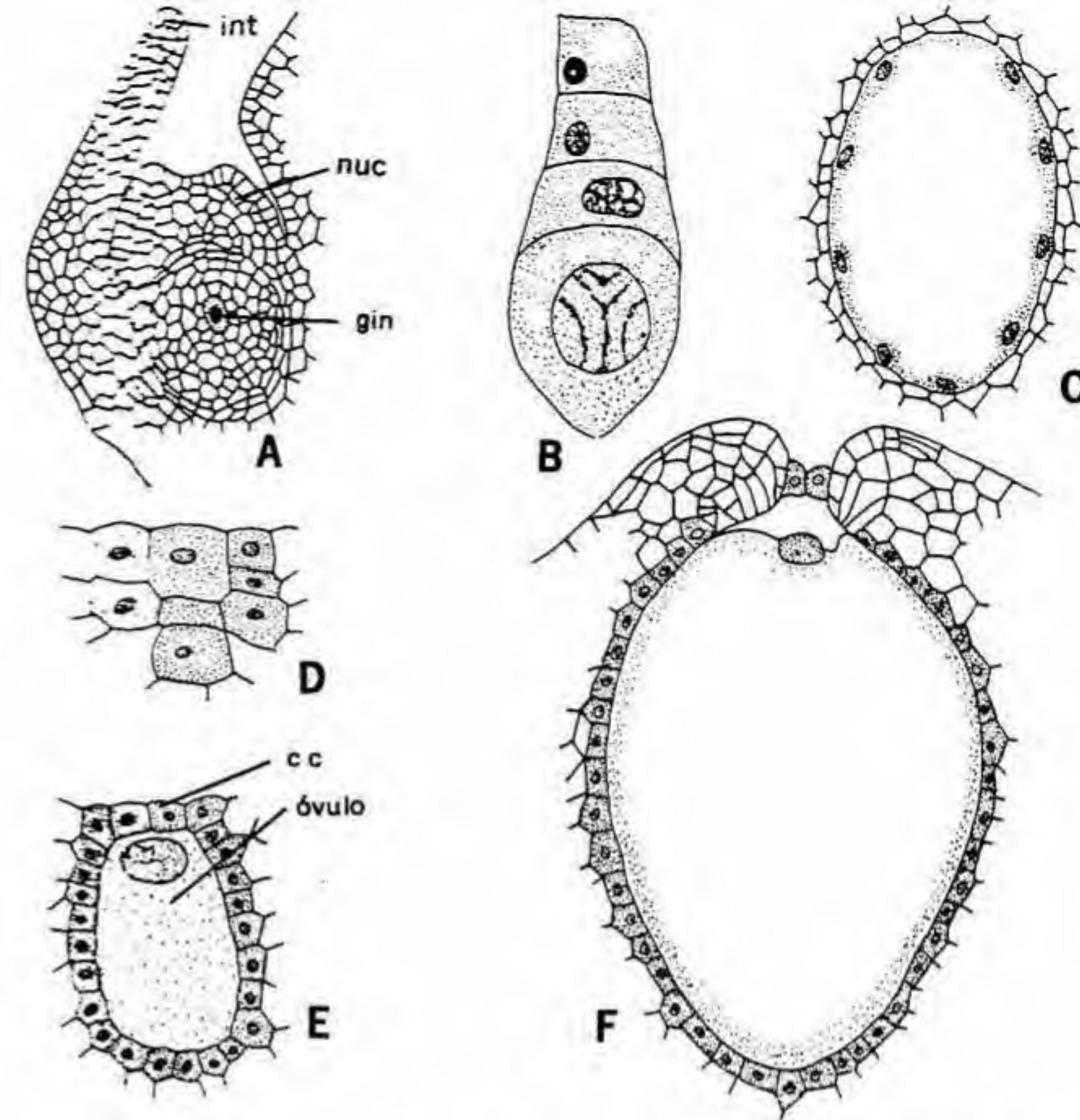


FIGURA 25-25 Desarrollo del ginogametófito de las coníferas: A, corte longitudinal del óvulo joven, mostrando el integumento (int) parcialmente fusionado con la nucela (nuc) y una sola célula madre de la ginóspora (gin) situada en la parte central de la nucela, x 40; B, tétrade lineal de ginósporas, en donde la inferior empieza a aumentar de tamaño mientras que las otras tres comienzan a abortar, x 485; C, fase de núcleos libres, con los núcleos dispuestos en la periferia de la ginóspora; D, primordios arquegoniales situados en el borde micropilar del gametófito; E, arquegonio inmaduro con dos células del cuello (c c) y un gran óvulo; F, arquegonio maduro con un óvulo plenamente desarrollado y el núcleo del óvulo situado inmediatamente debajo del cuello; C-F, x 55. (A-C, según Ferguson; D-F, de *Morphology of Gymnosperms*, de J. M. Coulter y C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1910 y 1917.)

período de divisiones nucleares libres en todas las coníferas, excepción hecha de *Sequoia* (fig. 25-26 A). En la mayoría de las familias se forman de cuatro a ocho núcleos, pero en las araucariáceas se han encontrado hasta 64. Asimismo, y con la excepción de las araucariáceas, los núcleos emigran al extremo basal de la célula huevo, en donde se disponen en un mismo plano. El núcleo sufre varias divisiones suplementarias acompañadas de constitución de membranas, con lo cual se forman tres filas con cuatro células cada una en las taxodiáceas, cupresáceas y araucariáceas y cuatro filas de cuatro células en las pináceas (fig. 25-26 B-E). En por lo menos una

sección del género *Podocarpus*, las 16 primeras células se encuentran en tres filas. La fila basal tiene una sola célula binucleada, la segunda contiene de siete a nueve células y la tercera comprende el resto de los núcleos, desprovistos de membrana completa. El proembrión corresponde a las primeras fases de desarrollo, antes de que se forme un embrión maduro.

En todas las coníferas se desarrolla un suspensor muy alargado. En *Pinus* y en la mayoría de las pináceas, los suspensores se originan a partir de células de la segunda fila que se han formado por división de células de la fila basal (fig. 25-26 C, D). Estas células, denominadas

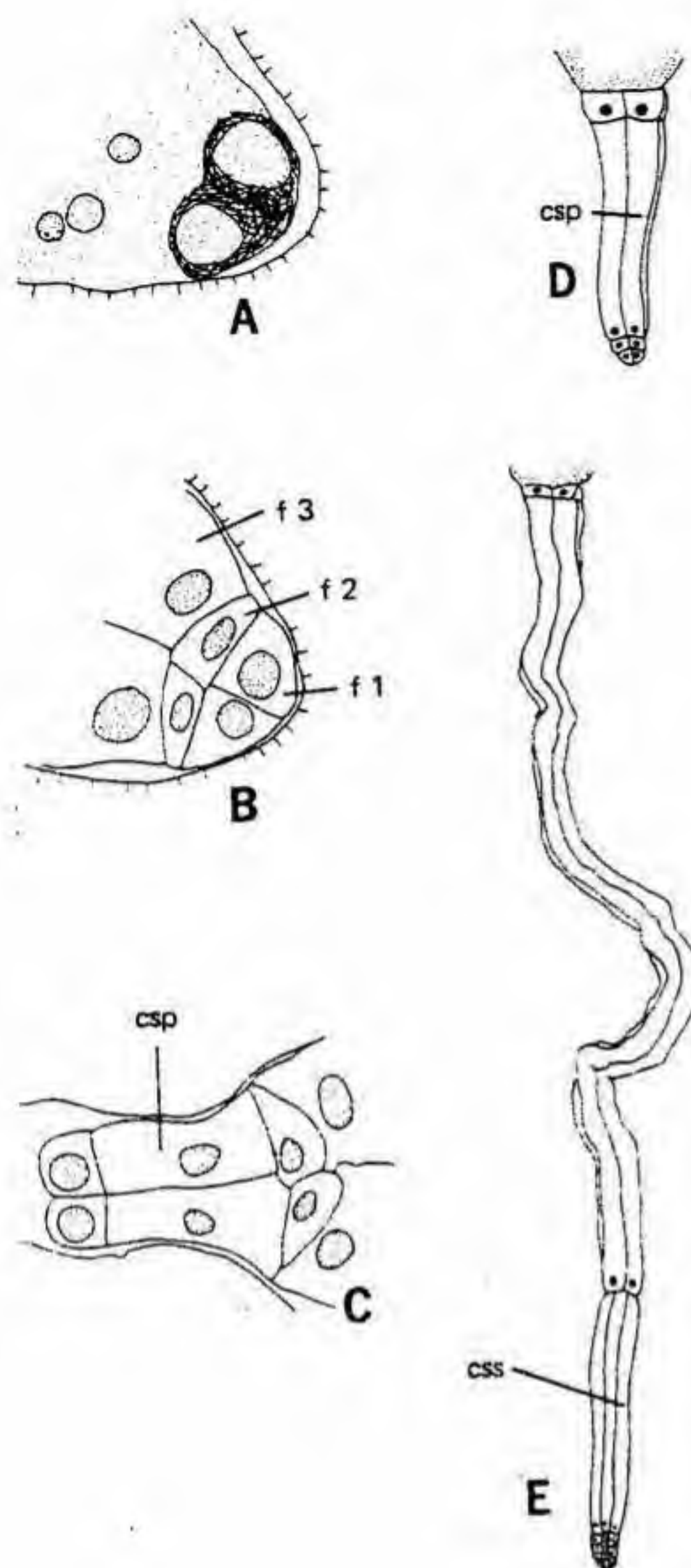


FIGURA 25-26 Desarrollo embrionario de las coníferas: A, fase de núcleos libres, con dos núcleos proembrionales en el extremo calácico, x 100; B, corte longitudinal del proembrión, mostrando tres filas de células (f 1, f 2, f 3), cada una de ellas constituida por cuatro células, x 100; C, células de la fila central estiradas para formar células suspensoras primarias (c s p), x 100; D, células suspensoras primarias en una fase posterior de alargamiento, y células de la primera fila divididas para formar varias filas de células embrionarias primitivas, x 40; E, se han formado suspendores primarios muy alargados, así como células suspensoras secundarias (c s s), para empujar el casquete embrional más profundamente hacia el interior del tejido gametofítico, x 50. (A-C, adaptado de Donald Alexander Johansen, *Plant Embryology-Embriogeny of the Spermatophyta*, copyright 1950, The Ronald Press Company, New York; D, E, según Buchholz, con permiso de la Illinois State Academy of Science.)

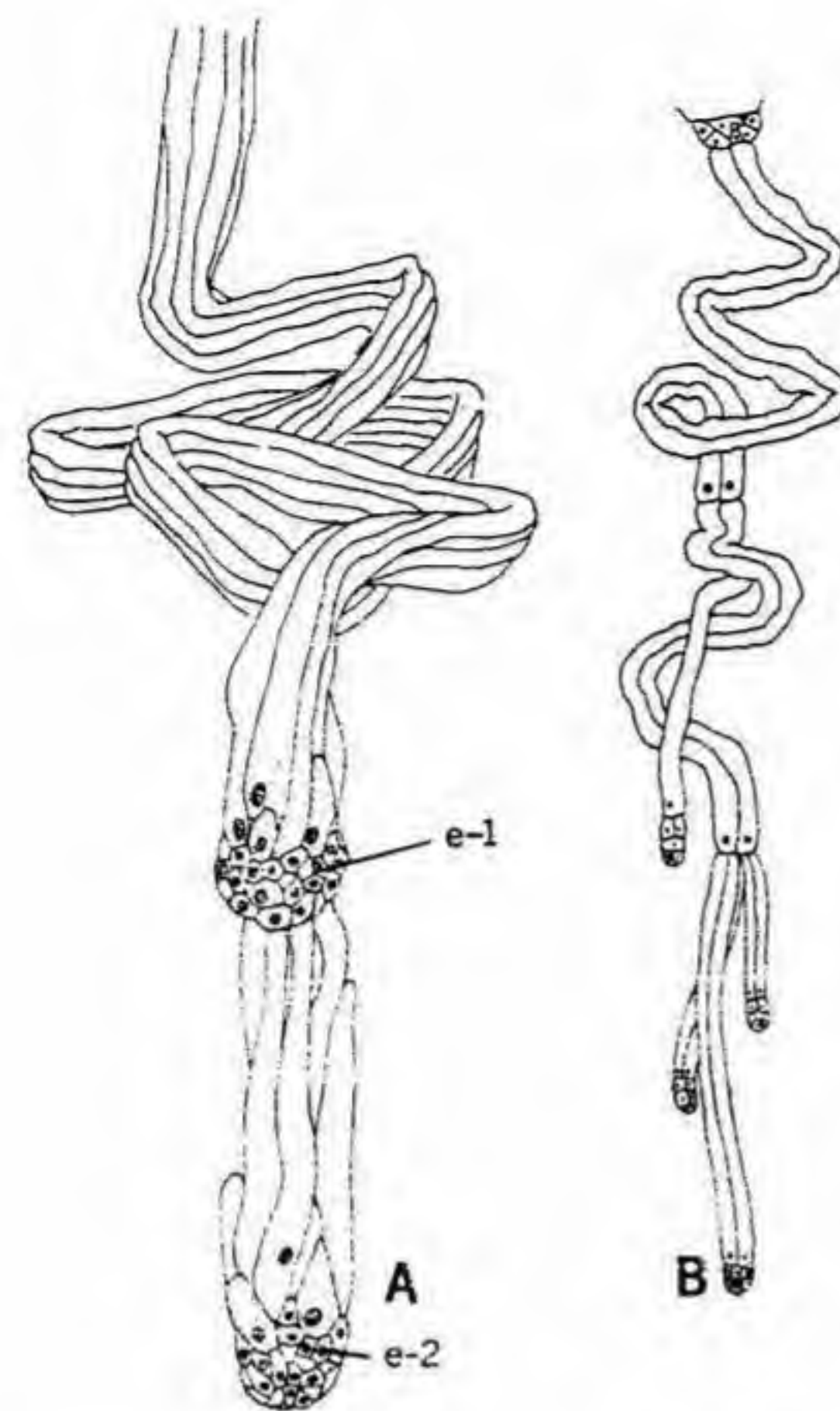


FIGURA 25-27 Dos tipos de embrionía en las coníferas: A, poliembrión simple en *Dacrydium*, con dos embriones (e-1 y e-2) formados a partir de óvulos fecundados por separado, x 75; B, embrionía por escisión en *Tsuga*, con cuatro embriones diferenciados a partir de un solo embrión inicial, x 50. (Según Buchholz, con permiso de la *Botanical Gazette*.)

suspendores primarios, se alargan con bastante rapidez para hundir la fila basal al interior del gametófito. Al mismo tiempo, la fila basal se divide para producir una, dos o tres filas suplementarias de células, denominadas células suspensoras secundarias, o también, tubos embrionales. Estas células se alargan en grado variable, y actúan empujando las células embrionarias más profundamente dentro del gametófito (fig. 25-26 E).

En otros géneros como en *Podocarpus*, *Sciadopitys* y *Dacrydium*, la segunda fila de células que se desarrolla a partir de la fase libremente nucleada actúa desde muy al principio como suspensor. El término prosuspensor suele aplicarse a este tipo de células que se alargan marcadamente en las primeras fases. Después de que la fila

embrional situada en la parte apical del proembrión ha sufrido varias divisiones, algunas de las células más distales se alargan, formando células suspensoras secundarias (tubos embrionales) que crecen hasta formar un suspensor secundario bastante macizo. En ambos tipos de proembrión, el suspensor se retuerce y arrolla en espiral empujando el embrión en fase de desarrollo a mayor profundidad en el interior del tejido gametofítico. Cuando el embrión ha terminado su desarrollo, el suspensor forma en la mayoría de los casos un casquete de tejido sobre la parte apical de la radícula.

En todas las coníferas es probable que más de un embrión empiece a desarrollarse en el óvulo; normalmente sólo uno de ellos madura. En algunos casos, se forman embriones a partir de más de un óvulo fecundado: un fenómeno denominado poliembrión simple (fig. 25-27 A). En otros, las células de la fila basal del proembrión se escinden, y cada célula crece hasta originar un embrión separado; es lo que se denomina poliembrión de escisión (fig. 25-27 B). Ambos tipos se encuentran en cada familia de coníferas. Pero cada género presenta solamente uno de los dos tipos.

Las fases finales del desarrollo del embrión son relativamente poco conocidas. Algunas parecen poseer una célula apical mientras que otras parecen poseer una túnica-corpúsculo o disposición histógena de los meristemos. A medida que se realiza la maduración, los lóbulos de 2 a 18 cotiledones, situados en la región de la cálaza, y la radícula, situada en la región del micrópilo, empiezan a hacerse reconocibles; algunas de las células centrales empiezan a alargarse, esbozando los primordios de la medula y posiblemente del tejido vascular. Las células de la capa externa o dermatógeno adquieren el contorno en forma de ladrillo característico de las células epidérmicas.

BREVE DESCRIPCION DE LAS FAMILIAS DE LAS CONIFERALES. En los párrafos siguientes se presentan breves descripciones de las principales características morfológicas y anatómicas de los géneros de cada familia. Se intenta ofrecer una introducción a las familias, y no tratarlas en forma exhaustiva. Para un estudio más detallado, el lector puede acudir a las diversas excelentes obras que se citan en la bibliografía.

Familia pináceas. Esta familia está representada por diez géneros y unas 250 especies de árboles, casi todos del hemisferio Norte. Son plantas caracterizadas por sus hojas aciculares,

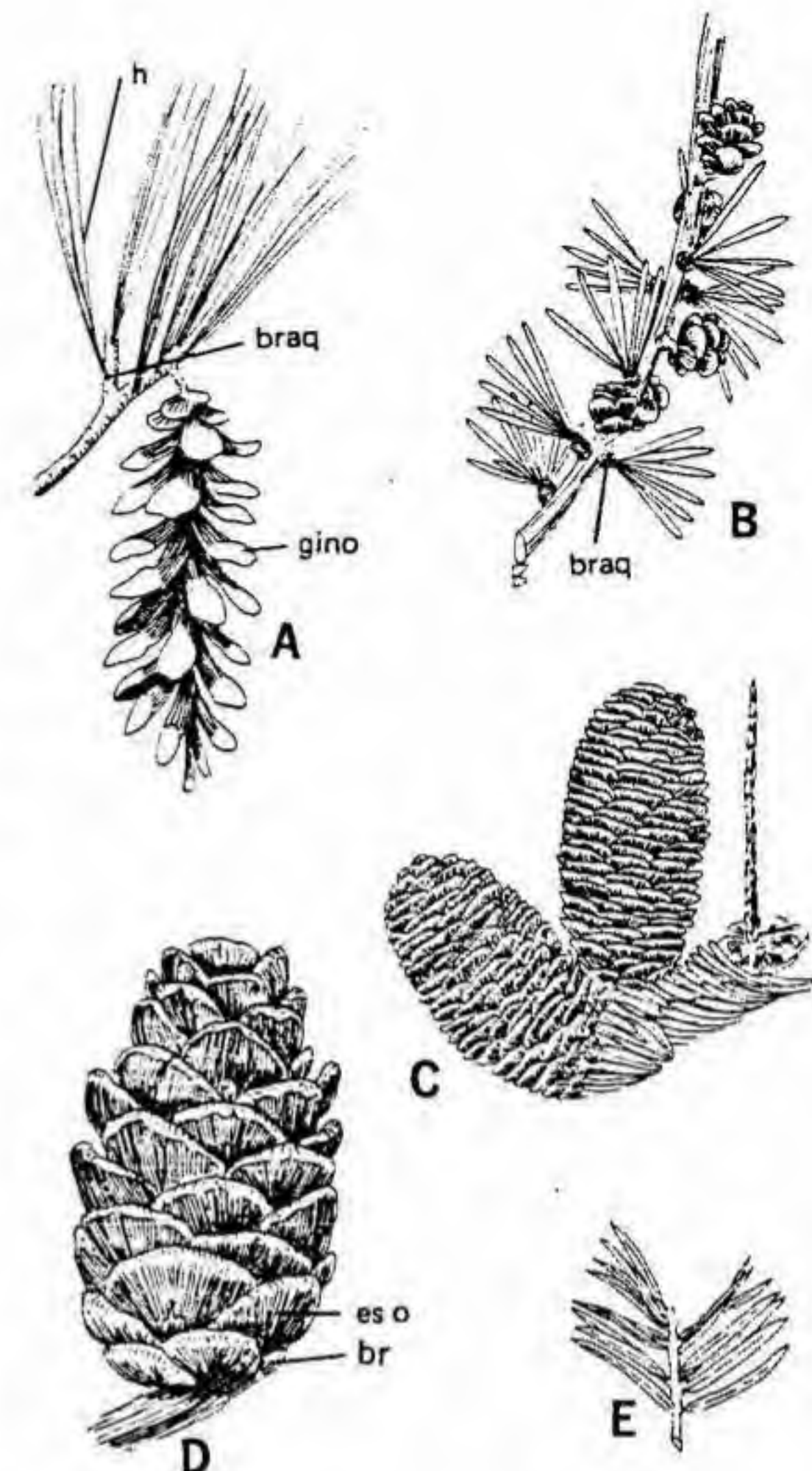


FIGURA 25-28 Follaje y conos de las pináceas: A, *Pinus* con sus haces de acículas (h) implantados sobre braquiblastos (braq) y un ginostróbilo péndulo (gino), x 0,5; B, *Larix*, con braquiblastos, acículas y ginostróbilos, x 0,5; C, *Abies*, con ginostróbilos erectos, x 0,5; D, *Keteleeria*, con brácteas (br) y escamas ovulíferas (es o), x 5; E, brote con hojas de *Keteleeria*, con sus hojas aciculares aplanadas y acuminadas, x 0,3.

dispuestas ya sea en espiral sobre el tallo o agrupadas en fascículos sobre braquiblastos (fig. 25-28). La mayoría de los géneros son perennifolios, pero *Larix* y *Pseudolarix* son caducifolios. Los androstróbilos son relativamente grandes, elípticos y compactos. Tienen los esporofilos dispuestos en espiral y provistos de dos androsporangios situados en la superficie abaxial. Los granos de polen de todos ellos, con excepción de los de *Larix* y *Pseudotsuga*, son vesiculosos y su longitud varía de 40 a 150 micras. Los

ginostróbilos tienen brácteas dispuestas en espiral y escamas ovulíferas que son más o menos separadas. Típicamente, hay dos óvulos invertidos sobre la superficie adaxial de la escama. Los ginostróbilos lignificados son péndulos en todos excepto en *Cedrus*, *Abies*, *Larix* y *Keteleeria*.

Los principales géneros son *Pinus* (90 especies), *Abies* y *Picea* (40 especies cada una) y *Larix* (10 especies). Como conjunto, se extienden por América del Norte y Eurasia, principalmente sobre suelos pobres y en climas fríos. *Tsuga* y *Pseudotsuga* se encuentran tanto en América del Norte como en la parte Sudeste de Asia. *Tsuga* vive en climas húmedos y fríos, como los de las montañas del Himalaya y de la Costa oriental de América del Norte. *Pseudotsuga*, en cambio, crece bien en la costa Oeste de Norteamérica y también en lugares más secos, como en la región de las mesetas interiores de la parte Oeste de América del Norte. *Keteleeria* y *Pseudolarix* son originarios de China; este último tiene una sola especie. *Cedrus* crece en la región mediterránea y en la parte Oeste del Himalaya, pero crece bien como planta ornamental en la costa del Pacífico de Norteamérica.

Los árboles pertenecientes a las pináceas tienen importancia económica como productores de madera, pulpa de celulosa y sustancias utilizadas en la construcción naval (en especial trementina y brea). Producen también bálsamo del Canadá (*Abies balsamea*), trementina de Venecia (diversas especies de *Larix*) y semillas comestibles (algunas especies de *Pinus*). La industria de los árboles de Navidad consume gran número de árboles de la familia de las pináceas, en particular del género *Pinus*, *Abies* y *Pseudotsuga*. Existe también una tendencia a emplear cada vez más variedades exóticas como plantas ornamentales, en especial variedades azules de *Picea* y ejemplares enanos de *Pinus* y de *Cedrus*.

Esta familia tiene una historia fósil que comprende desde el Jurásico hasta la actualidad, pero la mayoría de géneros actuales no se han encontrado con certeza hasta en períodos más recientes. *Pinus* se conoce del Cretácico inferior, pero la mayoría de otros géneros no se han encontrado hasta el Cretácico superior o en capas posteriores, correspondientes al Terciario. Algunos géneros, como *Tsuga* y *Pseudotsuga*, parecen estar todavía en evolución, mientras que otros como *Pseudolarix* están casi seguro en fase estacionaria y es probable que estén abocados a la extinción.

Familia cupresáceas. Es esta una gran familia que comprende 16 géneros distribuidos por

TABLA 25-2
DISTRIBUCION DE LOS GENEROS DE CUPRESACEAS

Género (número de especies entre paréntesis)	Distribución
<i>Juniperus</i> (70)	Parte templada de Norteamérica; ampliamente distribuido
<i>Callitris</i> (20)	Australia y Tasmania; Nueva Caledonia
<i>Cupressus</i> (15)	Regiones occidentales de América septentrional y central; Asia, y hacia el este hasta el Norte de África
<i>Libocedrus</i> (9)	Costa del Pacífico de América del Norte y América del Sur; Nueva Zelanda; China y Formosa; Nueva Guinea y Nueva Caledonia
<i>Chamaecyparis</i> (6)	Costa del Pacífico y parte oriental de Norteamérica; Japón y Formosa
<i>Thuja</i> (5)	Parte septentrional de Norteamérica; China y Japón
<i>Widdringtonia</i> (5)	Parte meridional de África Tropical
<i>Folsenia</i> (3)	China
<i>Actinostrobus</i> (2)	Parte occidental de Australia
<i>Fitzroya</i> (1)	Sur de Chile
<i>Pilgerodendron</i> (1)	Chile
<i>Tetraclinis</i> (1)	Sur de España y Norte de África
<i>Thujopsis</i> (1)	Japón
<i>Callitropsis</i> (1)	Nueva Caledonia
<i>Diselma</i> (1)	Parte occidental de Tasmania
<i>Arceuthos</i> (1)	Europa Sudoriental

ambos hemisferios, aunque más con mayor abundancia en el septentrional. Los géneros y su distribución aparecen en la lista de la tabla 25-2. Los más importantes figuran en ella en primer lugar, y siete géneros monotípicos y endémicos aparecen al final. En la figura 25-29 podemos ver formas típicas de follaje, conos, polen y semillas.

Las características más peculiares de las cupresáceas son las hojas escuamiformes reducidas y los ginostróbilos relativamente pequeños. En

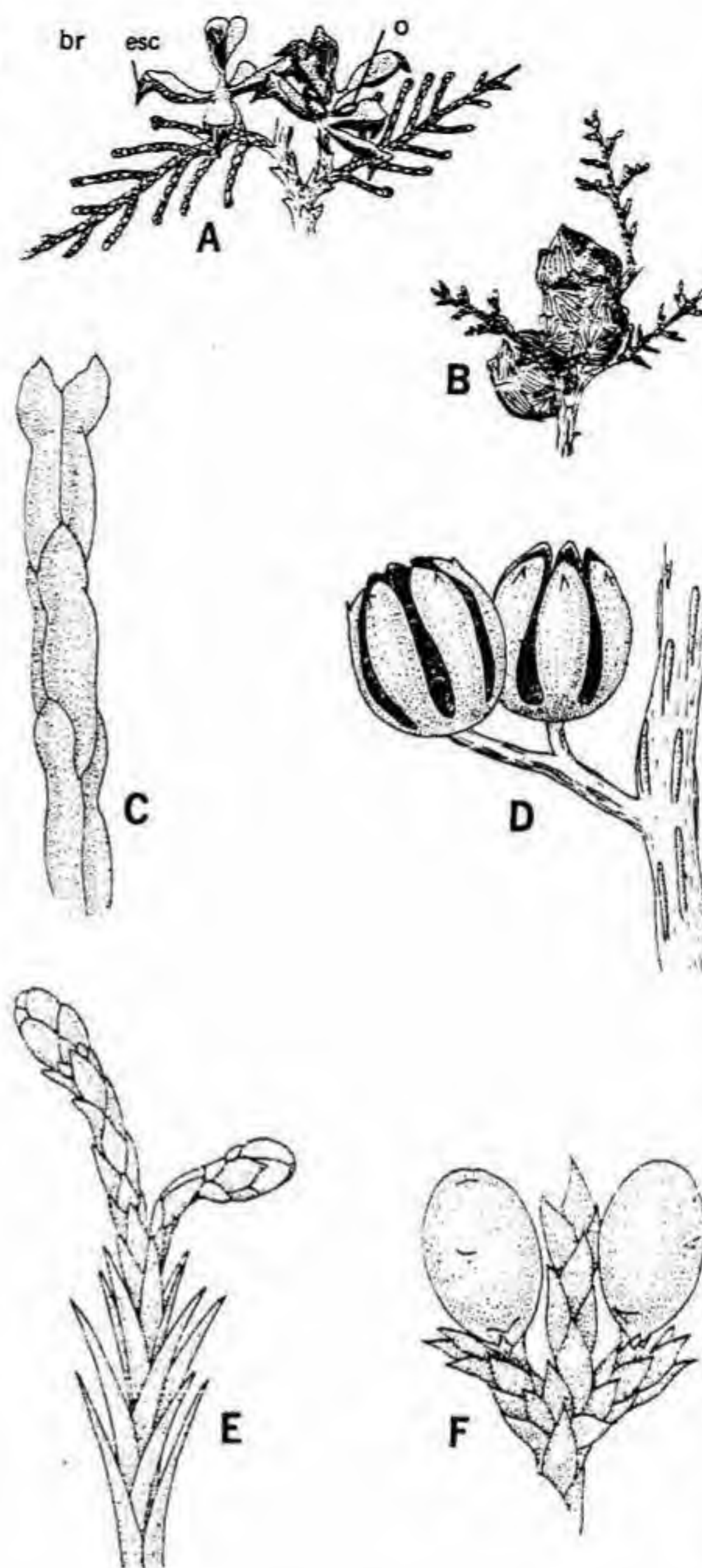


FIGURA 25-29 Hojas y conos de las cupresáceas: A, *Biota* con las brácteas soldadas (br) y las escamas (esc) abiertas, con varios óvulos (o) todavía unidos a ellas, x 0,5; B, *Cupressus*, con hojas escuamiformes muy pequeñas e íntimamente aplicadas y ginostróbilos relativamente grandes, x 0,25; C, *Callitris*, con hojas escuamiformes perfectamente decusadas, x 2; D, *Callitris*, con piezas correspondientes a escama y bráctea parcialmente abiertas, y hojas escuamiformes muy pequeñas; E, *Juniperus*, mostrando las hojas relativamente grandes unidas a las ramas y las hojas escuamiformes de las ramitas portadoras de conos, x 2; F, *Juniperus*, con ginostróbilos formados por brácteas y escamas casi completamente soldadas, x 2.

conjunto la disposición de las partes es en espiral o compuesta. Las escamas ovulíferas y las brácteas están normalmente completamente fusionadas, produciendo una pieza única denominada con frecuencia escama del cono. En la mayoría de los géneros los androstróbilos son muy pequeños, en posición terminal sobre cada ramita, y con delicados esporofilos peltados. Típicamente, los granos de polen son pequeños, circulares y con una pequeña abertura denominada pseudo-poro.

Las especies de esta familia crecen en una gran variedad de hábitats. En general están bien adaptadas a las condiciones xerofíticas debidas, ya sea al clima seco, ya a sequía fisiológica. Sin embargo, algunas especies exigen condiciones de bastante humedad para lograr su mejor crecimiento.

Muchos géneros comprenden árboles interesantes para la producción de madera, especialmente *Thuja* y *Callitris*. Otros, como *Juniperus*, *Cupressus* y *Libocedrus*, producen maderas con diversas coloraciones rojizas y crema, y se emplean para construir muebles rústicos, objetos de escritorio y lápices. De algunas especies se extraen aceites y compuestos aromáticos, por ejemplo, el aceite esencial extraído de los frutos de *Juniperus*, que se emplea para saborizar la ginebra, el aceite de sandarake, extraído de los *Tetraclinis* de Marruecos, empleado en la fabricación de barnices, y el aceite de cedro, extraído de *Thuja occidentalis*, empleado como aceite de inmersión en microscopía.

Esta familia tiene un registro fósil que arranca del Mesozoico inferior, pero al igual que las pináceas, la mayoría de los géneros actuales no empiezan a encontrarse de manera clara hasta el Cretácico superior y el Terciario. Muchos de los géneros modernos tienen una distribución muy limitada y pocas especies, lo cual parece indicar que se hallan en vías de extinción. Sin embargo, para la mayoría de los géneros, la distribución inicial es poco conocida, y se hace difícil establecer con precisión las tendencias actuales de su distribución en el mundo.

Familia taxodiáceas. Los diez géneros de esta familia tienen un área de distribución muy limitada (véase tabla 25-3). Sólo un género, *Athrotaxis*, se encuentra en el hemisferio Sur.

Esta familia es un grupo heterogéneo, con una amplia diversidad de características estructurales. Las hojas son ya escuamiformes, ya de limbo aplanado, ya aciculares (fig. 25-30). Sólo son caducas en *Taxodium* y en *Metasequoia*, en

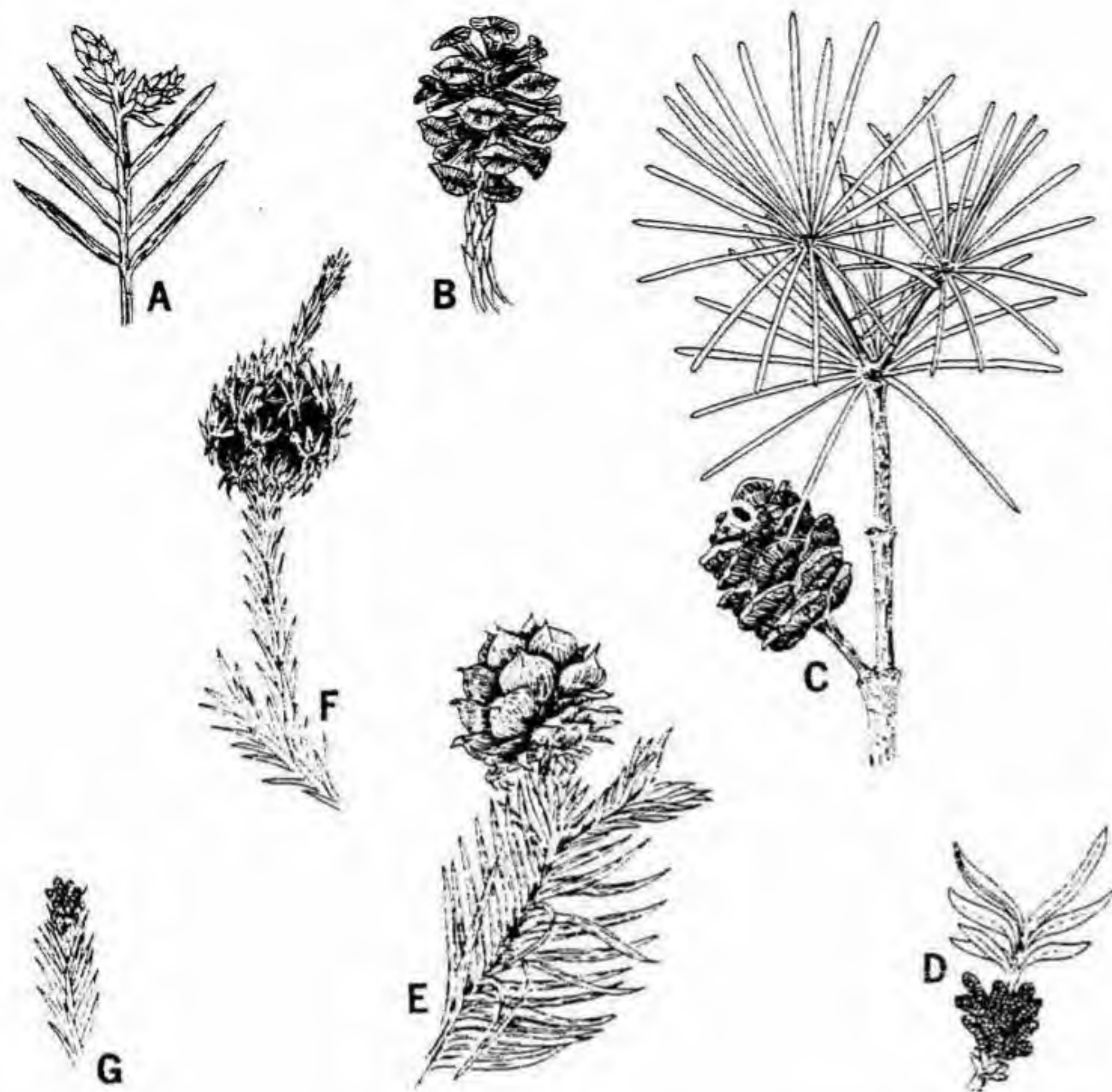


FIGURA 25-30 Follaje y conos de las taxodiáceas: A, *Sequoia*, con dos androstróbilos en el extremo de una ramita, y varias hojas aplanadas y dispuestas en dos filas, x 0,5; B, *Sequoia*, con hojas escuamiformes sobre la ramita y piezas aplanadas correspondientes a escama y bráctea, que se han abierto para dejar salir las semillas, x 0,5; C, *Sciadopitys*, con grupos en espiral de hojas relativamente grandes situadas en los ápices de las ramitas, y un ginostróbilo, x 0,5; D, *Cunninghamia*, con un grupo de androstróbilos coronado por varias hojas aciculares falcadas, x 0,5; E, *Cunninghamia*, mostrando hojas aciculares y lanceoladas y de punta aguda y un ginostróbilo, x 0,5; F, *Cryptomeria*, con hojas aciculares de punta aguda y un ginostróbilo con estructuras ramificadas correspondientes a bráctea y escama, y una ramita principal que crece continuando el eje del estróbilo, x 0,5; G, *Cryptomeria*, con un grupo de androstróbilos situado en el ápice de una ramita, x 0,5.

los cuales la totalidad de la ramita portadora de hojas se desprende al llegar el otoño. Los géneros son todos estrictamente monoicos, con androstróbilos en general pequeños y compactos, y con de dos a nueve androsporangios situados sobre la superficie abaxial de cada esporofilo. Los granos de polen son pequeños, esféricos y con una papila bien diferenciada en todos menos en *Sciadopitys*. Junto con otras características peculiares, esto ha hecho pensar a algunos botánicos que es

posible que *Sciadopitys* pertenezca a una familia distinta.

En general los ginostróbilos son pequeños, con brácteas fusionadas y dispuestas en espiral y escamas ovulíferas. Son aplanados y ligeramente peltados. El número de semillas varía de dos a nueve y prácticamente carecen de ala. Por todas sus características, las taxodiáceas parecen estar relacionadas más de cerca con las cupresáceas que con ninguna otra familia.

TABLA 25-3
DISTRIBUCION DE LOS GENEROS
DE LAS TAXODIACEAS

Género (número de especies entre paréntesis)	Distribución
<i>Sequoia</i> (1)	Sur de Oregón y Norte de California
<i>Sequoiadendron</i> (1)	California, área muy limitada
<i>Taxodium</i> (3)	Sur de EE.UU. y Méjico
<i>Metasequoia</i> (1)	China occidental, área muy limitada
<i>Glyptostrobus</i> (1)	Sudeste de China
<i>Cunninghamia</i> (2)	Sudeste de China y Formosa
<i>Cryptomeria</i> (1)	Japón
<i>Sciadopitys</i> (1)	Japón
<i>Taiwania</i> (1)	Formosa
<i>Athrotaxis</i> (3)	Tasmania

Algunos géneros tienen importancia como productores de madera, por ejemplo, *Sequoia* de California, y *Cunninghamia*, el "sha-mu" de China. El valor comercial de la mayoría de estas especies se ve aumentado debido a la resistencia que presentan a la destrucción causada por microorganismos, y a la infestación por parte de insectos y de otros invertebrados.

El registro fósil de esta familia llega hasta el Mesozoico, con representantes primitivos que presentan relaciones con *Sciadopitys*. Muchos de los géneros actuales quedaron diferenciados en el Cretácico y en el Terciario, y presentan uno de los registros más interesantes de aparición y desaparición de todo el reino vegetal. Durante el Terciario inferior del hemisferio norte las pruebas fósiles ponen de manifiesto que *Sequoia*, *Taxodium*, *Metasequoia* y *Glyptostrobus* fueron elementos arbóreos importantes y muy extendidos de la flora. El registro fósil nos indica que todos ellos se encontraron en Siberia, islas Spitzbergen, Groenlandia, islas del Artico, y en las latitudes más altas de América del Norte. Durante finales del Terciario, estos géneros fueron gradualmente eliminados de las latitudes septentrionales más elevadas. Durante el Plioceno medio, *Metasequoia* y *Glyptostrobus* desaparecieron de América del

Norte, pero sobreviven hasta la actualidad en el borde Oeste del Pacífico. De modo parecido, *Sequoia* y *Taxodium* desaparecieron de Europa y de Asia durante el Terciario, al tiempo que sobrevivían en latitudes superiores a 60°N en el límite norteamericano del Pacífico.

Del registro fósil del Plioceno y Pleistoceno, y de la distribución actual, se desprende que los cuatro géneros sufrieron una reducción progresiva de su área durante el Terciario superior. Hoy en día, *Sequoia* y *Metasequoia* están tan estrechamente acantonados que es casi cierto que se encuentran en vías de extinción. El enfriamiento gradual del clima que tuvo lugar durante el Terciario, junto con la rigurosa competencia frente a las angiospermas en rápida evolución parecen haber precipitado la sentencia de los géneros de las taxodiáceas, antes ampliamente distribuidos y abundantes.

⁴ Familia podocarpaceas. Seis de los siete géneros de esta familia están limitados a áreas relativamente pequeñas del hemisferio sur. Sólo el género *Podocarpus* está bastante ampliamente distribuido y se extiende al norte del Ecuador en América Central, Africa y desde Malasia hasta el Japón (tabla 25-4).

Las hojas son muy variables, y pueden ser anchas y acintadas en *Podocarpus*, o pequeñas y escuamiformes en *Dacrydium* (fig. 25-31). El género *Phyllocladus* posee lóbulos foliáceos de la rama, extendidos y aplanados, que se denominan filóclados. Las hojas verdaderas, muy reducidas, forman dientes espinosos en el borde del filóclado.

Los androstróbilos están formados por esporofilos compactos que poseen dos esporangios cada uno. En la mayoría de los casos, los androstróbilos son cilíndricos y alargados. Los granos de polen son vesiculosos, con la excepción de *Saxegothaea*, que tiene polen papiloso parecido al de las taxodiáceas. En los granos de polen de *Podocarpus* se han encontrado hasta siete células protáticas.

Los óvulos se encuentran aislados sobre el ápice de sendos pedúnculos (fig. 25-31-B). En algunas especies como en *Podocarpus spicatus*, los óvulos están dispuestos en dos filas a lo largo de un eje, cada uno en la axila de una bráctea, simulando así un estróbilo. En todos, excepto en *Microstrobus*, los óvulos están recubiertos por el epimacio, que ha sido equiparado tanto a una escama ovulífera (lo más probable), como a un arilo, o a un segundo integumento.

Tanto los androstróbilos como los brotes

TABLA 25-4
DISTRIBUCION DE LOS GENEROS
DE LAS PODOCARPACEAS

Género (número de especies entre paréntesis)	Distribución
<i>Podocarpus</i> (100)	Australia; Nueva Zelanda; Indonesia e India; Este de Africa; América Central y América del Sur
<i>Dacrydium</i> (20)	Nueva Zelanda; Nueva Caledonia; Indochina; Australia; Nueva Guinea; Malasia; Filipinas
<i>Phyllocladus</i> (6)	Nueva Zelanda; Tasmania; Nueva Guinea; Borneo
<i>Saxegothaea</i> (1)	Sur de Chile
<i>Microcachrys</i> (1)	Tasmania
<i>Acmopyle</i> (1)	Nueva Caledonia
<i>Microstrobos</i> (2)	Tasmania

ovulíferos de las *podocarpaceas* están recubiertos por brácteas. Esto ha hecho pensar a algunos que son perfectamente homólogos de los braquiblastos de los estróbilos de las cordaitales y de las lebaquiáceas. En las *podocarpaceas*, el brote enano, que sostiene un solo óvulo representaría una reducción de varios apéndices fértiles y estériles de las cordaitales y lebaquiales.

Podocarpus y en menor grado *Dacrydium* son fuentes importantes de madera en Nueva Zelanda e Indochina. Cuatro de los géneros se cultivan como plantas ornamentales: *Podocarpus*, *Phyllocladus*, *Saxegothaea*, y *Dacrydium*.

La historia de las *podocarpaceas* se remonta por lo menos hasta el Jurásico. Investigaciones recientes de polen fósil han puesto de manifiesto que esta familia estaba antes distribuida por Asia, Europa y América del Norte, así como por el hemisferio sur. La retirada hasta los límites actuales parece haber tenido lugar durante el último período del Terciario. Esto plantea el interrogante de si esta familia tuvo realmente su origen en el hemisferio Sur, como se ha venido aceptando de forma general.

Familia araucariáceas. Existen en ella sólo dos géneros, *Araucaria* y *Agathis*, ambos predo-

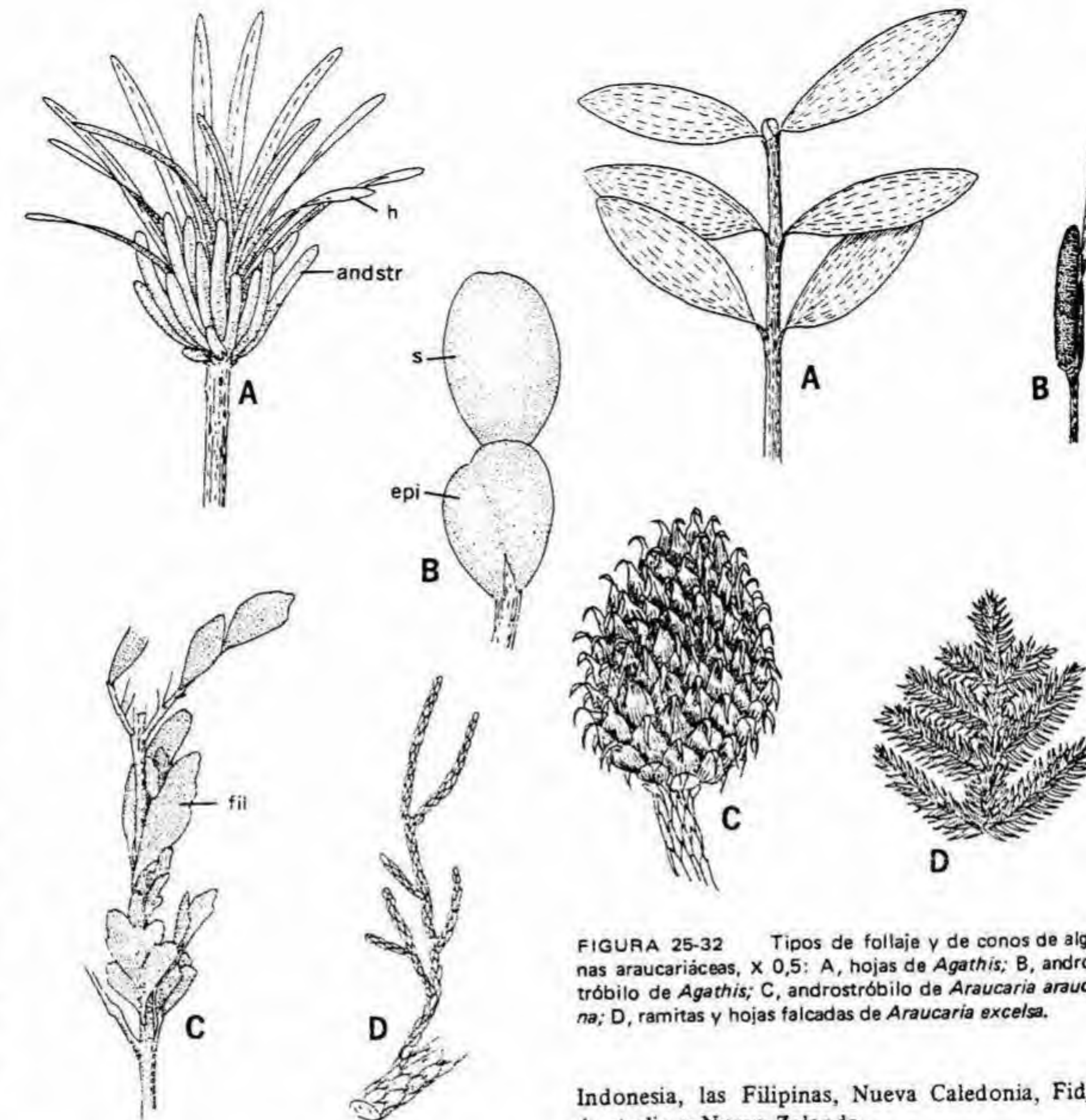


FIGURA 25-31 Follaje y conos de algunas podocarpaceas, x 0,5: A, *Podocarpus*, con androstróbilos (andstr) agrupados bajo las hojas (h) en el ápice de la ramita; B, *Podocarpus*, una semilla (s) sostenida por el epimachio (epi) que probablemente representa la escama ovulífera; C, *Phyllocladus*, en donde los apéndices foliáceos o filicoides (fil) son ramitas modificadas; D, *Dacrydium*, con pequeñas hojas escuamiformes íntimamente aplicadas a la ramita.

minantemente del hemisferio Sur. *Araucaria* tiene unas 16 especies y se encuentra desde Nueva Guinea hasta Australia; en América del Sur también se encuentra en Chile, Argentina y Brasil. *Agathis*, con 20 especies, se encuentra en Malasia,

FIGURA 25-32 Tipos de follaje y de conos de algunas araucariáceas, x 0,5: A, hojas de *Agathis*; B, androstróbilos de *Agathis*; C, androstróbilos de *Araucaria araucana*; D, ramitas y hojas falcadas de *Araucaria excelsa*.

Indonesia, las Filipinas, Nueva Caledonia, Fidji, Australia y Nueva Zelanda.

Ambos géneros comprenden árboles de más de 30 m de altura, y están caracterizados por sus ramas más o menos simétricas y verticiladas. Las hojas son persistentes, con frecuencia situadas en dos filas, y en algunas especies son dimórficas. Poseen de uno a muchos nervios paralelos, y varían desde ser pequeñas escamas o hojas aciculares en *Araucaria* hasta una forma ampliamente lanceolada en *Agathis* (fig. 25-32).

Los androstróbilos son largos y cilíndricos, provistos de muchos esporofilos dispuestos en espiral (fig. 25-32 B). Los esporofilos son parecidos a los de los esporangióforos de *Equisetum*, con una forma peltada, y tienen de 5 a 20 esporangios situados en la superficie abaxial.

Típicamente, los androsporangios están dirigidos hacia el eje del cono. En ambos géneros, los granos de polen no son vesiculosos y poseen un débil leptoma sobre una pared gruesa. El polen de las araucarias posee el número más elevado de células protálicas de todo el orden de las coniferales. Los granos de polen están también caracterizados por grandes y numerosos granos de almidón que rodean las células protálicas y andrógenas.

Los ginostrobilos son relativamente grandes, y se encuentran en el extremo de las ramas, normalmente en la parte más alta del árbol (fig. 25-32 C). Están formados por muchos apéndices dispuestos en espiral, entre los cuales están las brácteas y escamas ovulíferas, parcialmente fusionadas en *Araucaria*. Sin embargo, en *Agathis*, sólo una única estructura se considera que es una bráctea; posee una escama ovulífera completamente reducida y fusionada con ella. En general, el número de óvulos suele ser de uno, raramente de dos. El óvulo es grande y posee una segunda capa sobre el integumento, que se ha considerado como una hoja especializada o un segundo integumento. La nucela, muy prominente en el micrópilo, funciona como un estigma para fijar los granos de polen.

Algunas especies de *Araucaria* y de *Agathis* se emplean como productoras de madera, especialmente para la construcción en general, para objetos de escritorio, y como madera fina de recubrimiento. En América del Sur, se emplean dos especies de *Araucaria*. Una de ellas, *Araucaria araucana*, la araucaria de Chile, se encuentra en lugares relativamente inaccesibles, en los Andes de Chile y de Argentina, por lo cual no se explota extensamente. La otra es *A. angustifolia*, la araucaria de Paraná, que se encuentra en el sur del Brasil, Paraguay y Norte de Argentina, uno de los árboles más explotados de América del Sur. Es muy usada localmente, pero en parte se exporta a Estados Unidos y a Europa.

Agathis se explota intensamente para la obtención de una sustancia resinosa denominada copal, empleada en la fabricación de barnices de gran calidad, charol, lacre y otros productos resinosos. El legendario pino Kauri de Nueva Zelanda, *Agathis australis*, es muy valioso para la producción de madera; pero no es tan importante económicamente, pues ha sido ampliamente diezmado por el fuego y por los resineros indígenas en tiempos pasados, y debido a la introducción de especies exóticas de madera blanda, sobre todo especies de *Pinus*.

TABLA 25-5
DISTRIBUCION DE LOS GENEROS
DE LAS TAXACEAS

Género (número de especies entre paréntesis)	Distribución
<i>Taxus</i> (7)	Ampliamente distribuido - Norteamérica; Méjico. Europa; India; China; Japón; Indonesia
<i>Torreya</i> (5)	China; Japón; California; Florida
<i>Amentotaxus</i> (1)	China Occidental
<i>Austrotaxus</i> (1)	Nueva Caledonia
<i>Nothotaxus</i> (1)	China meridional

La familia araucariáceas es una de las familias de coníferas más antiguas que se han reconocido en el registro fósil. Así, diversos restos de madera petrificada pertenecientes al Triásico se han denominado *Araucarioxylon* debido a su similitud con la madera de las araucarias actuales. Desde el Jurásico hasta la actualidad se conocen diversas improntas de hojas relacionadas tanto con *Araucaria* como con *Agathis*. Se ha encontrado polen de *Araucaria* en varias localidades del Terciario de Europa, lo cual indica que esta familia vio limitada su área a latitudes más meridionales bastante tardíamente en los tiempos geológicos.

Familia taxáceas. Esta familia tiene cinco géneros actuales (tabla 25-5) y tres sólo conocidos en forma fósil. Se han presentado buenas pruebas a favor de que las taxáceas y las cefalotaxáceas se separaron de las demás familias de las coníferas ya desde el Carbonífero. De acuerdo con ello, estas dos familias se estudian con frecuencia como formando un orden separado, el de las taxales. Por muchas características de morfología y de anatomía, las taxáceas se parecen a diversas familias de coníferas, especialmente a las podocarpaceas. La principal característica distintiva es la posesión de un óvulo único terminal en lugar de óvulos situados en conos.

La mayoría de las plantas de este grupo son pequeños árboles o arbustos. Las hojas están dispuestas en espiral, pero la mayoría de las veces en dos filas, con el limbo lineal o lanceolado (fig. 25-43). Los órganos políniferos son androstróbilos constituidos por esporofilos dispuestos en espiral. Cada esporofilo está típicamente peltado, con un ápice engrosado y de tres a nueve andros-

porangios que cuelgan fuera del borde externo. Los granos de polen son esféricos y están provistos de una pared moderadamente gruesa, con una exina groseramente granular y un leptoma débilmente definido. Se parecen bastante íntimamente a los granos de polen de las cupresáceas.

Los óvulos son solitarios, terminales y no situados en conos o estróbilos. Cada óvulo está rodeado por un arilo carnoso que ha sido interpretado de maneras distintas. Algunos trabajos relativamente recientes debidos a André han puesto de manifiesto que el arilo aparece como consecuencia de la modificación de una de las últimas hojas del ápice de la rama, por lo cual puede ser equiparado a un esporofilo.

La madera de *Taxus* ha sido apreciada desde antiguo para la construcción de arcos para lanzar flechas y en ebanistería. Tanto *Taxus* como *Torreya* se cultivan como árboles ornamentales.

De este grupo, se conocen fósiles con certeza desde el Jurásico hasta la actualidad. Las taxáceas parecen ser muy distintas de las demás coníferas, y pueden haberse originado a partir de otras formas ancestrales.

Familia cefalotaxáceas. Esta familia comprende un sólo género, *Cephalotaxus*, con cinco especies que se encuentran desde la parte tropical del Himalaya hasta el Japón pasando por la parte meridional y central de China.

El aspecto general es parecido al de las taxáceas. Son árboles o arbustos con ramificación opuesta y hojas dispuestas en espiral y en dos filas (fig. 25-34). Cada androstróbilo está constituido por un brote enano situado en la axila de una hoja, que sostiene brotes esporangióforos secundarios situados en las axilas de brácteas (fig. 25-34 A). Los androsporangios son lobulados y cuelgan de los brotes enanos secundarios. Los granos de polen son esféricos, de pared moderadamente gruesa, granulosa y con un leptoma ligeramente evaginado.

Los óvulos son solitarios y terminales y están sostenidos por cortos pedúnculos situados en las axilas de apéndices escumiformes. Estos apéndices escumiformes se encuentran a su vez implantados sobre tallos más largos y en las axilas de hojas normales. Los últimos tallos (los primarios), aparecen ya desnudos, ya revestidos desde la base por escamas dispuestas en espiral. De este modo, el órgano ovulífero puede ser un estróbilo simple o compuesto. Los dos pueden encontrarse en la misma especie. El óvulo está recubierto por un arilo rudimentario (fig. 25-34 C). Al llegar a la madurez, el integumento se diferencia en tres

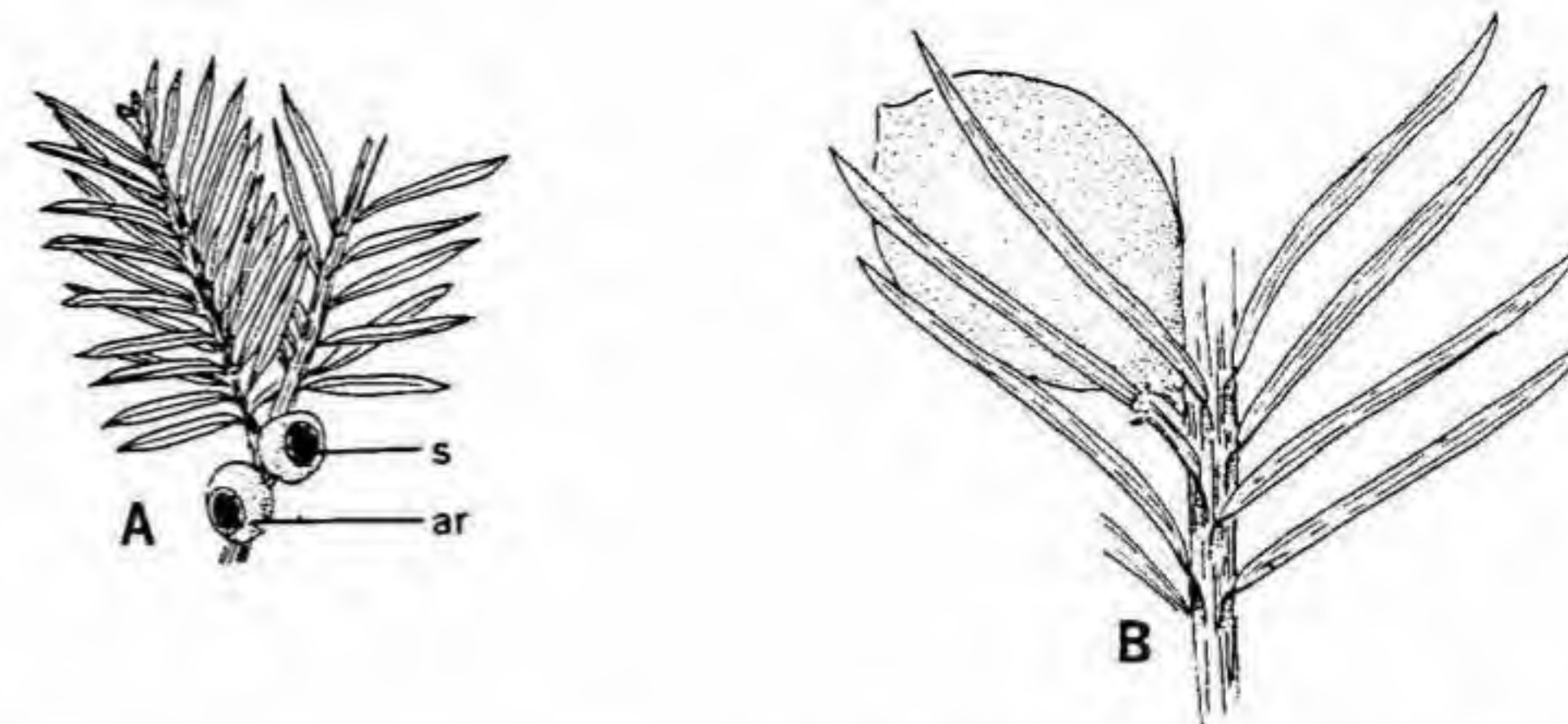


FIGURA 25-33 Follaje y semillas de las taxáceas, x 0.5: A, *Taxus*, con hojas dispuestas en dos filas y semillas (s), rodeadas por un arilo (ar); B, *Torreya*, con varias hojas aciculares y una semilla.

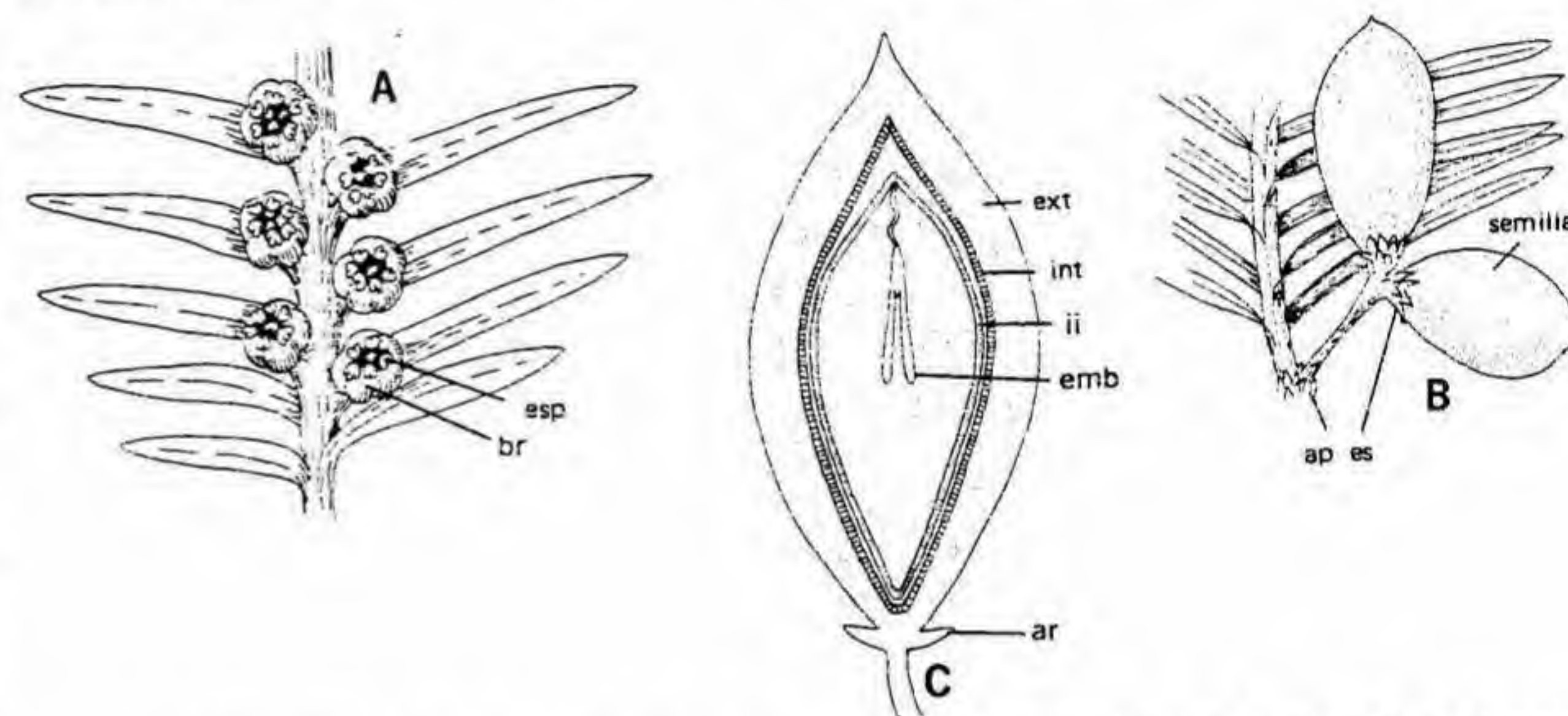


FIGURA 25-34 Follaje y semillas de *Cephalotaxus*: A, androstróbilos situados en las axilas de hojas aciculares aplanadas, con esporangios (esp) y brácteas (br), x 1; B, dos semillas en la parte superior de un brote fértil, mostrando los apéndices escumiformes (ap es), x 1; C, corte sagital de una semilla donde pueden verse los integumentos internos (ii), intermedio (int) y externo (ext), el arilo rudimentario (ar), y un embrión dicotiledóneo (emb), x 2.

capas distintas: una capa externa carnosa, otra intermedia pétrea y la interna también carnosa.

En el Cretácico de América del Norte y en el Terciario de Europa se han encontrado fósiles relacionados con *Cephalotaxus*. Parecen estar relacionados con las lebaquiáceas y con las cordaitales, y han sufrido pocas reducciones con respecto a sus antecesores.

FILOGENIA DE LAS CONIFERALES. Hay excelentes pruebas derivadas de investigaciones tanto con representantes fósiles como actuales, en apoyo de que la evolución se ha realizado partiendo

de las progimnospermas pasando por las cordaitales y a través de las lebaquiáceas, llegando a las familias actuales. Esto se basa principalmente en investigaciones centradas en los órganos ovulíferos, que permiten establecer una serie que parece indicar que ha tenido lugar una reducción en el tamaño y en el número de las partes. De este modo, la serie que comprende *Cordaites-Lebachia*-coníferas actuales muestra una reducción desde un brote corto portador de muchos apéndices estériles y fértiles, a una sola escama ovulífera en los géneros actuales.

En algunas estructuras vegetativas, especial-

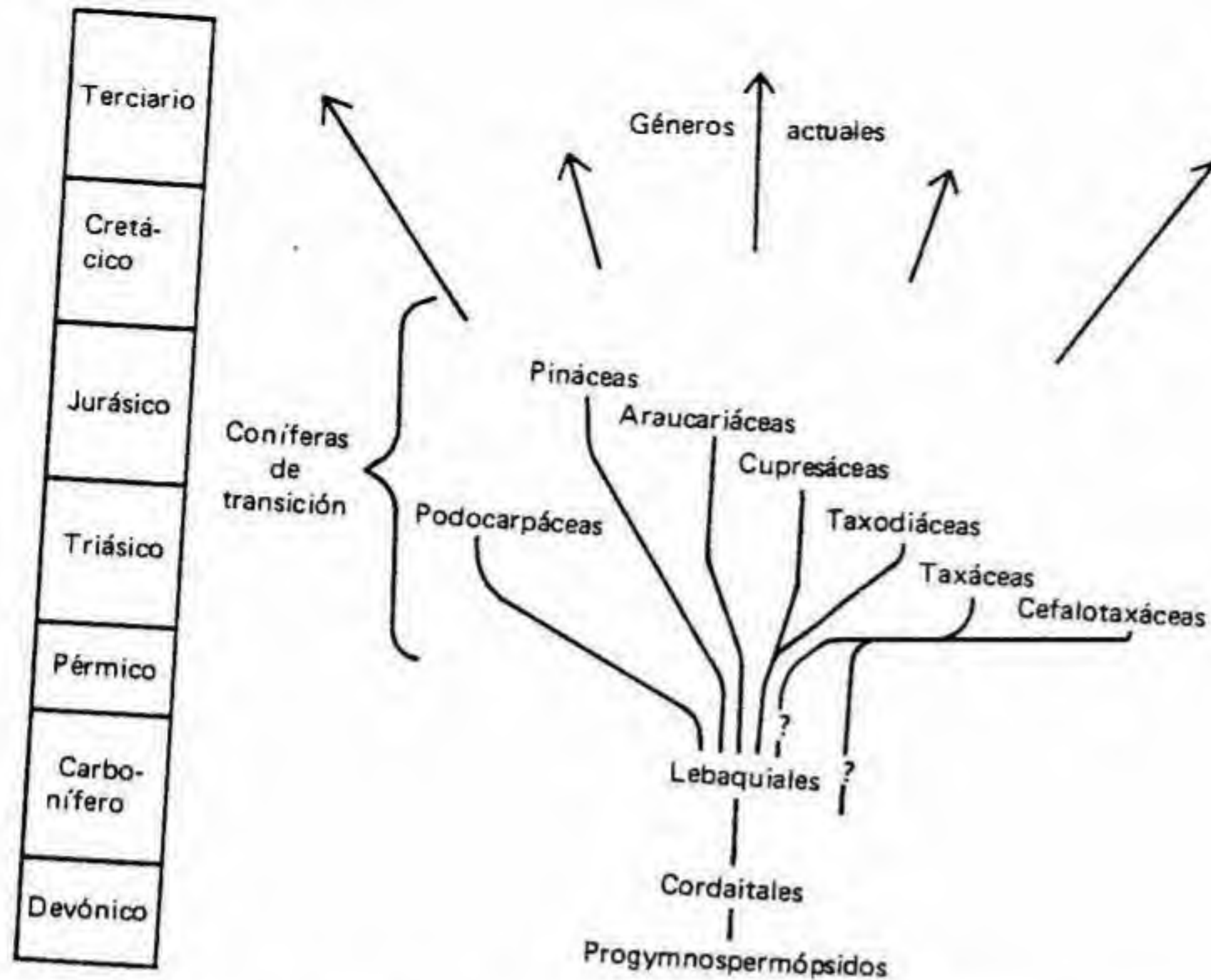


FIGURA 25-35 Árbol genealógico correspondiente a las relaciones evolutivas probables de las coníferas. Obsérvense los orígenes dudosos de las taxáceas y de las cefalotaxáceas y el largo período transcurrido durante la evolución de las coníferas de transición.

mente en las hojas, se encuentran lagunas importantes entre las progimnospermas y las cordaitales, y asimismo también entre las cordaitales y las lebaquiáceas. Sin embargo, existen parecidos anatómicos entre los tres grupos, especialmente en la presencia y disposición de poros areolados sobre las traqueidas del xilema secundario.

La figura 25-35 corresponde a la evolución general y probable de las coníferas. A partir de las lebaquiáceas del Carbonífero superior y del Pérmico, las coníferas evolucionaron rápidamente durante el Mesozoico inferior. En este intervalo de tiempo, se fueron diferenciando todas las familias actuales. Las familias araucariáceas y lebaquiáceas son las más antiguas, y se ha mantenido una larga controversia acerca de cual de ellas posee los caracteres más primitivos. Dicha controversia se centra principalmente alrededor de la naturaleza y disposición de los poros areolados de las traqueidas, las relaciones de las brácteas y de las escamas ovulíferas, y el tipo de desarrollo del ginogametófito. Se admite en general que las araucariáceas son más evolucionadas por sus caracteres esporofíticos, mientras que las pináceas presentan características evolucionadas en el ga-

metófito y en las primeras fases de la embriogénesis. La controversia está lejos de quedar clausurada y, como con numerosos problemas parecidos, requerirá muchas nuevas pruebas fósiles antes de llegar a la solución.

Florin ha sugerido la idea de que las taxáceas y las cefalotaxáceas corresponden a una línea evolutiva independiente de las coniferales y deberían ser incluidas en un grupo separado, el de las taxales. En el registro fósil, no parece que las taxales se separaran en un grupo independiente hasta llegar al Mesozoico. Por lo menos otro especialista ha hecho derivar las taxales de las lebaquiáceas. Por las características del follaje y del polen, las taxales se parecen a las cupresáceas y taxodiáceas mucho más que a otros grupos. Sin embargo, el que estas características son más indicativas de interrelaciones que las de las estructuras portadoras de óvulos resulta discutible, y por ello se han puesto los interrogantes del gráfico de la figura 25-35 en los puntos de derivación de las taxáceas-cefalotaxáceas y de las taxodiáceas-cupresáceas.

En el Mesozoico superior se diferenciaron gran parte de los géneros modernos. Aunque han

persistido hasta la actualidad, muchos han reducido su número y su área de distribución. Algunos

géneros parecen dirigirse a la extinción, mientras que otros parecen estar todavía en evolución.

BIBLIOGRAFIA

- André, D., "Contribution à l'Etude Morphologique du Cône Femelle de Quelques Gymnospermes (Cephalotaxaceae, Juniperoidées, Taxaceae)". *Natur. Monspel.*, 8 (1956).
- Andrews, H. N., Jr., *Studies in Paleobotany*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1961). Págs. 314-347.
- Arnold, C. A., *An Introduction to Paleobotany*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1947). Págs. 280-332.
- "Classification of Gymnosperms from the Viewpoint of Paleobotany". *Bot. Gaz.*, 110: 1-12 (1948).
- Beck, C. B., "Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*". *Science*, 131: 1524-1525 (1960).
- "The Identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*". *Brittonia*, 12: 351-368 (1960).
- "Reconstructions of *Archaeopteris* and Further Consideration of Its Phylogenetic Position". *Am. J. Bot.*, 49: 373-382 (1962).
- Brown, W. H., *The Plant Kingdom*. Boston: Ginn and Co. (1935). Págs. 787-811.
- Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press (1935). Págs. 165-360.
- Delevoryas, T., *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston, Inc. (1962). Págs. 149-167.
- Emberger, L. En Chadefaud, M. y Emberger, L., *Traité de Botanique (Systematique)*. Vol. II: *Les Végétaux Vasculaires*. Paris: Masson et Cie (1960). Págs. 383-459.
- Florin, R., "Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms". *Palaeontographica*, 85B: Pts. 1-8 (1938-1945).
- "Evolution in Cordaites and Conifers". *Act. Hort. Berg.*, 15: 285-388 (1951).
- "The Systematics of the Gymnosperms". In *A Century of Progress in the Natural Sciences*. San Francisco: California Academy of Sciences (1955). Págs. 323-403.
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 371-416.
- Gaussen, H., "Les Gymnospermes, Actuelles et Fossiles". *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, fasc. 1-2 (1944); fasc. 3 (1946).
- Johansen, D. A., *Plant Embryology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica. (1950). Págs. 22-78.
- Laubenfels, D. J., "The External Morphology of Coniferous Leaves". *Phytomorphology*, 3: 1-12 (1953).
- Martens, P. y Waterkeyn, L., "Structure du Pollen 'Ailé' chez les Conifères". *La Cellule*, 62: 171-222 (1962).
- McLean, R. C. y Ivimey-Cook, W. R., *Textbook of Theoretical Botany*. Vol. I. Londres: Longmans, Green & Co. Ltd. (1951). Págs. 657-779.
- Pilger, R. y Melchior, H., *Gymnospermae*. En Engler, A., *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Vol. I. Berlín: Gebrüder Borntraeger (1954). Págs. 325-341.

- Seward, A. C. y Ford, S. O., "The Araucarieae, Recent and Extinct". *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 198B: 305-411 (1906).
- Sterling, C., "Structure of the Male Gametophyte in Gymnosperms". *Biol. Rev.*, 38: 167-203 (1963).
- Townrow, J. A., "On Some Disaccate Pollen Grains of Permian to Middle Jurassic Age". *Grana Palynologica*, 3(2): 13-44 (1962).
- Van Campo-Duplan, M., "Recherches sur la Phylogénie des Abietinées d'après Leurs Grains de Pollen". *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, 4(1): 1-182 (1950).

DIVISIÓN GNETÓFITOS

Esta división comprende tres órdenes de plantas vasculares: efedrales, welwitschiales y gnetales. Cada orden de *gnetófitos* comprende una sola familia y un solo género. Estos géneros son *Ephedra*, *Welwitschia*, y *Gnetum*. El segundo de ellos es monotípico y los otros dos tienen varias especies cada uno. Aunque los tres órdenes están relacionados con las gimnospermas, en realidad tienen poco en común entre sí o con otros taxones de gimnospermas. Las características comunes a los tres géneros son las siguientes: tipos de vasos primitivos en el xilema secundario; androstróbilos y ginostrobilos compuestos; una estructura secundaria que rodea el integumento del óvulo, denominada según los autores esporofilo, integumento secundario o bractéola; hojas compuestas o verticiladas; y ausencia de canales resiníferos.

La historia de las efedrales y de las welwitschiales se remonta al Pérmico, en donde se han encontrado granos de polen fósiles. Fósiles seguros de *Gnetum* no se han encontrado hasta la fecha. Aunque se clasifiquen en general dentro de las gimnospermas, el origen y los antecesores de estos tres órdenes nos son completamente desconocidos. Por ello los colocamos aparte de todos los demás taxones actuales y fósiles.

ORDEN EFEDRALES. El género *Ephedra* comprende unas 40 especies. Está distribuido de forma esporádica por las latitudes templadas-cálidas, se encuentra en la región mediterránea, sigue hacia el este hasta Persia, India y China; se encuentra también en la parte sudoeste de los Estados Unidos y en las regiones montañosas de la parte oeste de América del Sur. *Ephedra*, verdaderamente xerofítica, crece mejor en lugares arenosos o rocosos como desiertos y monta-

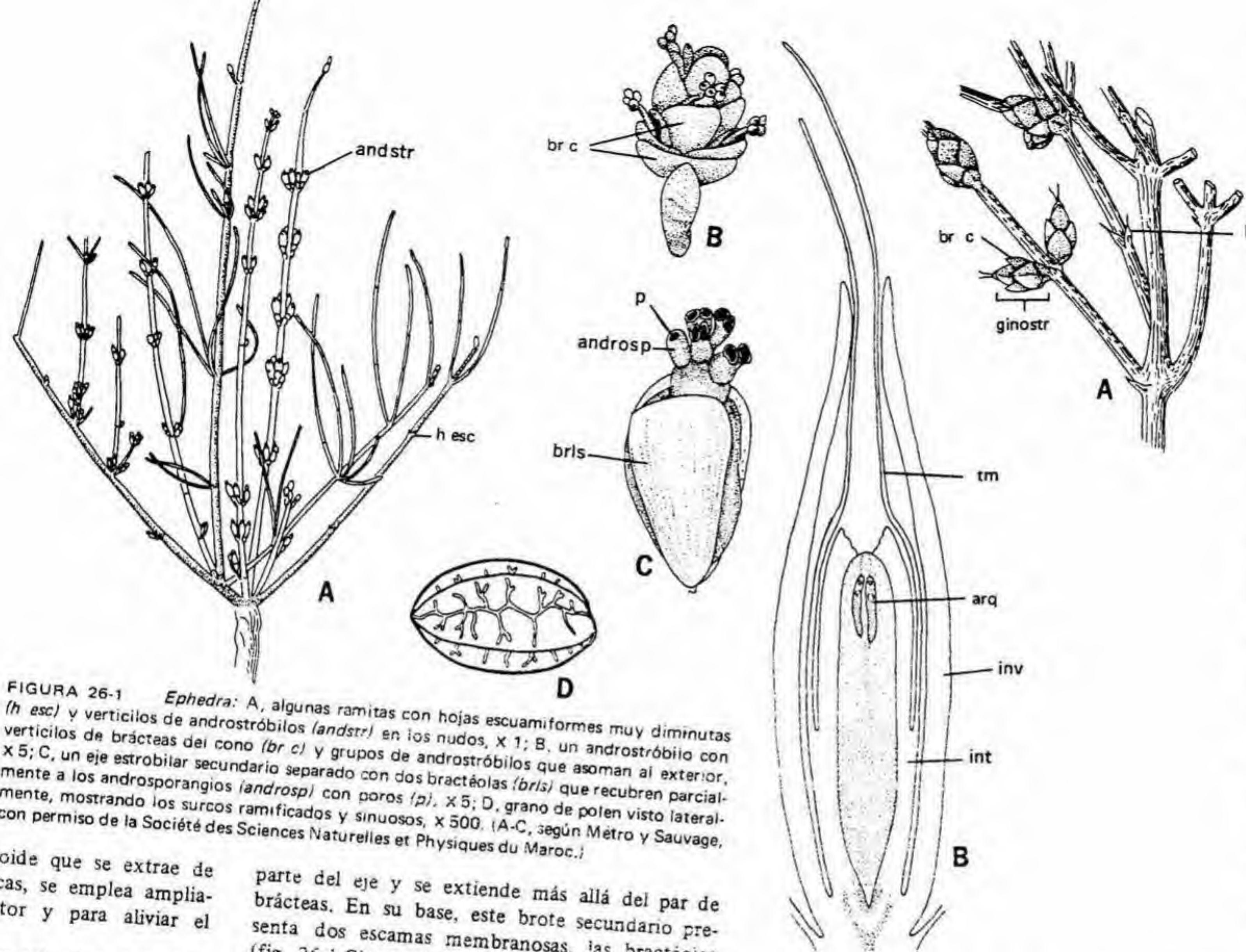


FIGURA 26-1 *Ephedra*: A, algunas ramitas con hojas escamiformes muy diminutas (*h esc*) y verticilos de androstróbilos (*andstr*) en los nudos, X 1; B, un androstróbilo con verticilos de brácteas del cono (*br c*) y grupos de androstróbilos que asoman al exterior, X 5; C, un eje estrobilar secundario separado con dos bractéolas (*brls*) que recubren parcialmente a los androsporangios (*androsp*) con poros (*p*), X 5; D, grano de polen visto lateralmente, mostrando los surcos ramificados y sinuosos, X 500. (A-C, según Métro y Sauvage, con permiso de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc.)

ñas. La efedrina, el alcaloide que se extrae de una de las especies asiáticas, se emplea ampliamente como vasoconstrictor y para aliviar el asma.

El porte de *Ephedra* es arbustivo, con algunas especies que alcanzan una altura de 2 m. Es muy ramificada, y lleva de dos a cuatro hojas en cada nudo, opuestas o verticiladas (fig. 26-1 A). Estas hojas son caducas, muy reducidas y muy raramente alcanzan una longitud superior a 1 cm. *Ephedra* es el único gnetófito dotado de estomas haploqueilicos. La fotosíntesis se realiza principalmente en el tallo principal y en las ramas.

Ephedra es normalmente dioica o raramente monoica. Los androstróbilos están unidos a pedúnculos que parten de los nudos. Cada androstróbilo posee de dos a ocho pares de brácteas del cono, opuestas, situadas sobre un eje central (fig. 26-1 B). Excepto el par basal, cada una de estas brácteas recubre un corto brote secundario que

parte del eje y se extiende más allá del par de brácteas. En su base, este brote secundario presenta dos escamas membranosas, las bractéolas (fig. 26-1 C), en el ápice del brote se encuentran agrupados de uno a ocho androsporangios, cada uno de los cuales se abre por un poro terminal en el momento de la dehiscencia. Los granos de polen son fusiformes y están provistos de varios surcos longitudinales que se extienden de polo a polo (fig. 26-1 D).

La constitución de los ginostrobilos es parecida a la de los androstróbilos y también están sostenidos por pedúnculos que parten de los nudos. Cada ginostrobilo está formado por de cuatro a siete pares de brácteas de cono, opuestas, implantadas sobre un eje central (fig. 26-2 A). Un corto brote secundario situado en la axila de las brácteas superiores sostiene un óvulo terminal único. Este óvulo está recubierto por un disco en forma de copa denominado involucro. Aunque se

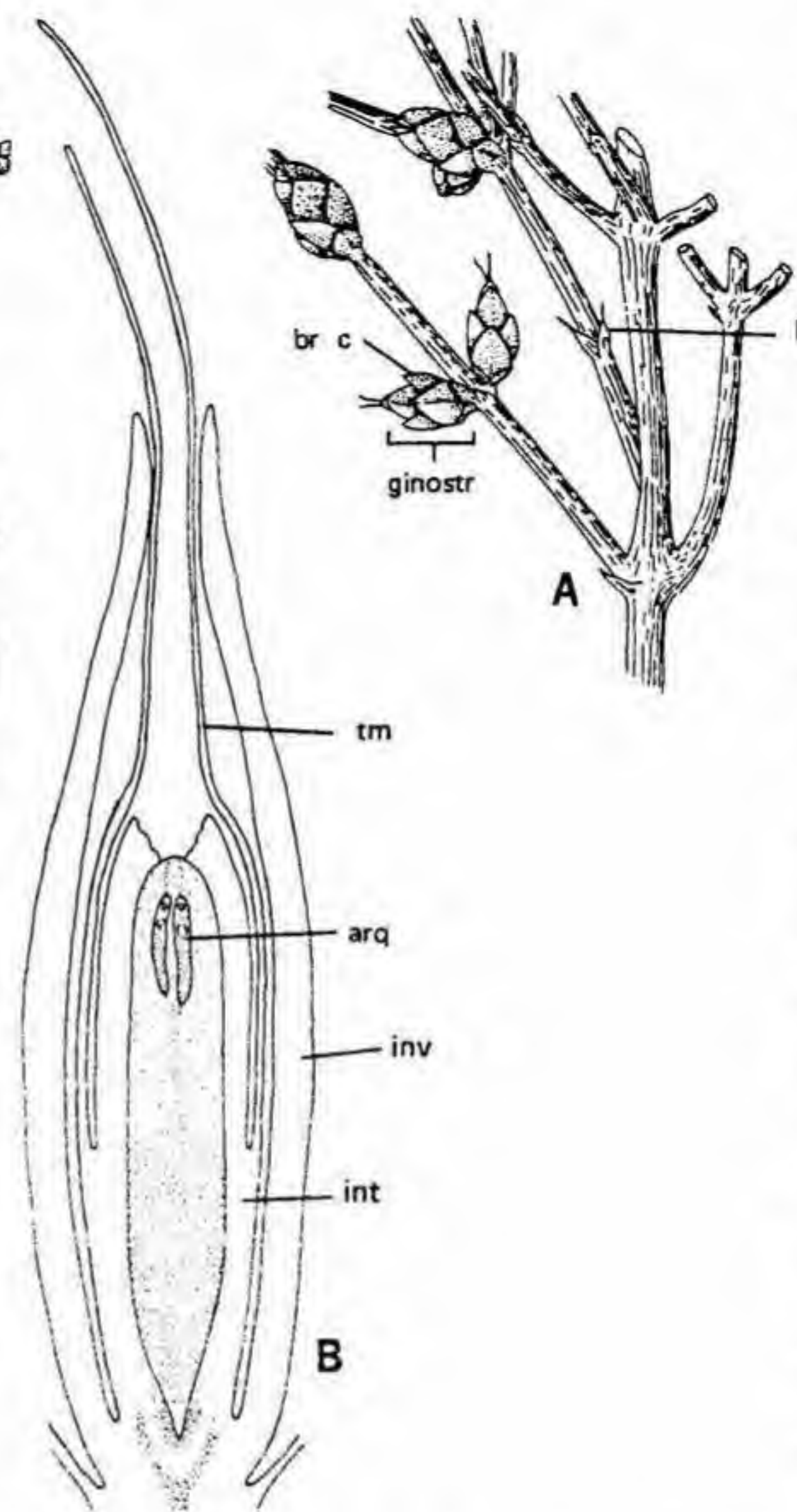


FIGURA 26-2 *Ephedra*: A, algunos ginostrobilos (*ginostr*) en los nudos de ramitas con hojas (*h*) y brácteas de los conos (*br c*), X 1; B, corte sagital del óvulo, mostrando el integumento (*int*) que se prolonga en forma de tubo micropilar (*tm*); involucro (*inv*) constituido por bractéolas soldadas; y dos arquegonios (*arq*) en la parte superior de la nucela, X 42. (A, de *Gymnosperms*, de C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1935; B, según Land, con permiso de Botanical Gazette.)

le ha relacionado con un segundo integumento parece ser homólogo de las bractéolas del brote secundario de los androstróbilos. El verdadero integumento del óvulo se ha alargado formando un tubo micropilar, y en el período de la polinización es clorofilífero (fig. 26-2 B).

Los androgametófitos y ginogametófitos se desarrollan en lo esencial del mismo modo que en los coniferófitos. Dentro del grano de polen se forman dos células protálicas, una célula tubular, células andrógenas y células estériles. El núcleo del tubo y dos androgametos emigran al interior del tubo polínico. La polinización se realiza por obra del viento, coincidiendo con el momento en que en los óvulos están formados los arquegonios.

Una ginóspora se alarga y sufre la división libre de los núcleos. En forma centrípeta se forman las células protálicas, y los arquegonios se forman sobre el borde del extremo micropilar (fig. 26-2 B). Una característica peculiar es el desarrollo de 40 o más células del cuello en el arquegonio de *Ephedra*, el número mayor de todas las gimnospermas.

La disgregación completa de las células nucleares del micrópilo produce una gran cámara polínica desprovista de pico nucelar. El tubo polínico crece atravesando directamente el cuello del arquegonio, se rompe y descarga los dos androgametos en el óvulo. Después de la fecundación, las células de la pared del arquegonio se desintegran, en general, y se fusionan con el citoplasma del cigoto.

La embriogénesis es también similar a la de muchos coniferófitos. El cigoto se divide originando dos células, que forman un corto tubo. La célula más próxima al micrópilo origina un suspensor, y la célula de la parte de la cálaza origina el proembrión. También se forman suspensores secundarios a expensas de células del extremo micropilar del grupo proembrionario, que ayudan a empujar el proembrión hacia el interior del tejido gametofítico. Es corriente la poliembriónia por escisión, pero normalmente sólo madura un embrión por semilla. Una vez maduro, el embrión es dicotiledóneo y su integumento se ha endurecido hasta formar una cubierta seminífera. El intervalo de reposo normal en las semillas de *Ephedra* es de cinco meses.

ORDEN WELWITSCHIALES. La especie única del género *Welwitschia* es la más curiosa de todas las gimnospermas. Vive exclusivamente en una pequeña región próxima a la costa sudoeste de Africa, entre las latitudes 14° y 23°S, desde la costa hasta unas 100 millas al interior. Es un xerófito extremo, que crece en llanos rocosos o lechos secos de torrentes en zonas en donde la precipitación raramente supera los 5 cm al año. Su nombre deriva del de Welwitsch, botánico que



FIGURA 26-3 *Welwitschia*: A, aspecto general de una planta mostrando las dos largas hojas desparramadas sobre el suelo y el tallo en forma de cuenco sobre el cual se implantan los estróbilos, X 0,05; B, foto con mayor aumento, donde pueden verse los estróbilos (*est*) unidos al tallo (*ta*), X 0,1.

fue el primero en recolectarla, en 1860. Se trata de una planta rara y protegida por la ley frente a los recolectores no autorizados.

Está constituida por un tallo muy corto aunque macizo, en forma de copa y de sólo unos pocos centímetros de altura (fig. 26-3 A). Visto por encima es elíptico, y llega a tener más de 1 m de diámetro. Sólo tiene dos hojas; éstas son muy anchas, acintadas y crecen por la parte del borde del tallo hacia fuera, arrastrándose por la superficie del suelo. Por debajo de la superficie, el tallo se atenúa rápidamente, y acaba en una gran raíz axial de la cual se ha afirmado que se extiende varios metros hacia el interior hasta alcanzar el nivel freático.

Las dos hojas son anchas, aplanadas y coriáceas. Alcanzan una anchura de más de 20 cm y una longitud de aproximadamente 2 m. Por su parte apical se dilaceran y quedan reducidas a

girones. Un meristemo basal permite su crecimiento, que llega a compensar la abrasión. Esta posición del meristemo es una característica que sólo se encuentra en *Welwitschia*. En ambas superficies de la hoja se encuentran numerosos estomas hundidos, de desarrollo sindetoqueilico. Los haces vasculares son colaterales, con xilema adaxial. Son numerosos los haces oblicuos, que se anastomosan unos con otros y con los haces longitudinales principales. Cada haz está rodeado de un tejido de transferencia formado por traqueidas cortas provistas de pequeños poros. Cada haz vascular está rematado, tanto por arriba como por abajo, por filamentos de fibras. En la región externa del mesofilo se ha diferenciado un parénquima en empalizada pluriestratificado.

En el parénquima tanto del tallo como de las hojas maduras se encuentran numerosas esclereidas (fig. 26-4 A). Estas esclereidas tienen un contorno muy irregular, presentan gruesas paredes estratificadas, con capas de lignina y de celulosa, y tienen masas de cristales de oxalato cálcico fijados sobre la pared primaria externa. A ellas se debe la textura coriácea de las hojas y del tallo, así como lo difícil que es el cortarlas si no se las trata previamente con un ácido y con alcohol.

Los órganos reproductores están constituidos por estróbilos compuestos, que están sostenidos por pedúnculos que parten de la corteza de la parte superior del tallo (fig. 26-3 B). Los pedúnculos están ramificados a nivel de los nudos, y cada nudo lleva dos brácteas nodales. En los androstróbilos, cada rama terminal lleva un androstróbilo primario, alargado y cilíndrico, con cuatro filas verticales de brácteas imbricadas (fig. 26-4 B, C). Cada bráctea del cono recubre una estructura que se ha denominado flor debido a su parecido superficial con una flor de angiosperma, pero puede homologarse con mayor precisión con un estróbilo secundario. Este estróbilo secundario está formado por un corto pedúnculo con dos pares de bractéolas opuestas que rodean a seis androsporangios y a un óvulo central (fig. 26-4 C, D). Cada androsporangio es pedunculado y triloculado, formando así un sinandro. El óvulo central es siempre estéril, por lo cual el androstróbilo es unisexual.

El androgametófito que se forma en el interior del grano de polen es extremadamente reducido y su desarrollo es próximo al típico de las angiospermas. La primera división produce una célula protálica única y un primordio del anteridio; este último se divide después para formar una célula generativa y una célula del tubo. Es en

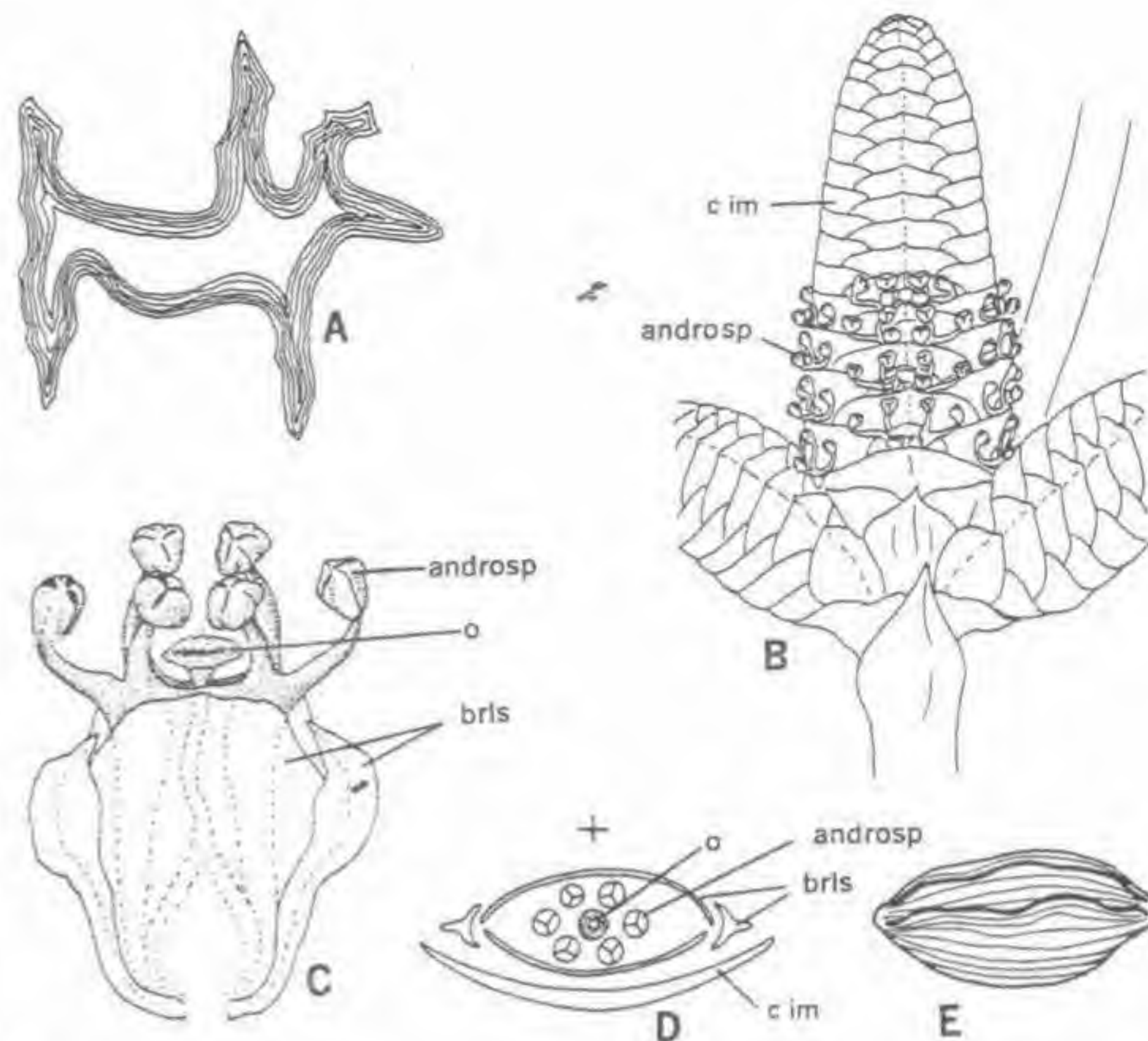


FIGURA 26-4 *Welwitschia*: A, una de las esclereidas del androstróbilo, con la pared secundaria formada por capas concéntricas, X 225; B, androstróbilo, donde pueden verse cuatro filas de brácteas del cono imbricadas (*c im*), y androsporangios (*androsp*) que salen al exterior, X 5; C, uno de los estróbilos secundarios, donde pueden verse tres de las cuatro bractéolas (*brls*), el óvulo estéril central (*o*) y seis androsporangios, X 12; D, esquema de un estróbilo secundario, X 12; E, un grano de polen, mostrando las finas costillas y pliegues estróbilos secundarios, X 500. (A, D, de *Morphology of Gymnosperms*, por J. M. Coulter y C. J. Chamberlain, con permiso de The University of Chicago Press, copyright 1910 y 1917; B, C, según Church, con permiso de la Royal Society de Londres.)

esta fase cuando se libera el polen (fig. 26-4 E). Al germinar, la célula generativa se divide directamente para dar dos androgametos y la célula protálica degenera. Por ello, el androgametófito está siempre formado por sólo tres núcleos.

Los ginostróbilos se encuentran en pies distintos, sobre pedúnculos ramificados parecidos, recubiertos por brácteas nodales (fig. 26-5 A). El ginostróbilo primario es también cilíndrico, con cuatro filas verticales de brácteas de cono, imbricadas. En la axila de cada una de estas brácteas se encuentra un óvulo, íntimamente rodeado por un par de bractéolas soldadas (fig. 26-5 B, C). El integumento del óvulo es muy largo y sale al exterior muy por encima de las bractéolas.

La ontogénesis del ginogametófito es muy

parecida a la de *Ephedra* y de los coniferófitos. Sin embargo en los arquegonios se encuentra una diferencia especialmente interesante. En lugar de formarse del modo usual, el arquegonio de *Welwitschia* se desarrolla en forma de un tubo que crece partiendo de la capa externa del protalo y penetrando en el interior de la nucela. Ese tubo arquegonial arrastra el núcleo del óvulo y se encuentra con el tubo polínico en la nucela; al unirse ambos tubos se realiza la fecundación (fig. 26-6 A).

En *Ephedra*, el desarrollo embrionario es muy parecido (fig. 26-6 B-D). El cigoto se divide para formar dos células: un suspensor primario y un primordio del embrión. Las células suspensoras secundarias son numerosas, se alargan para

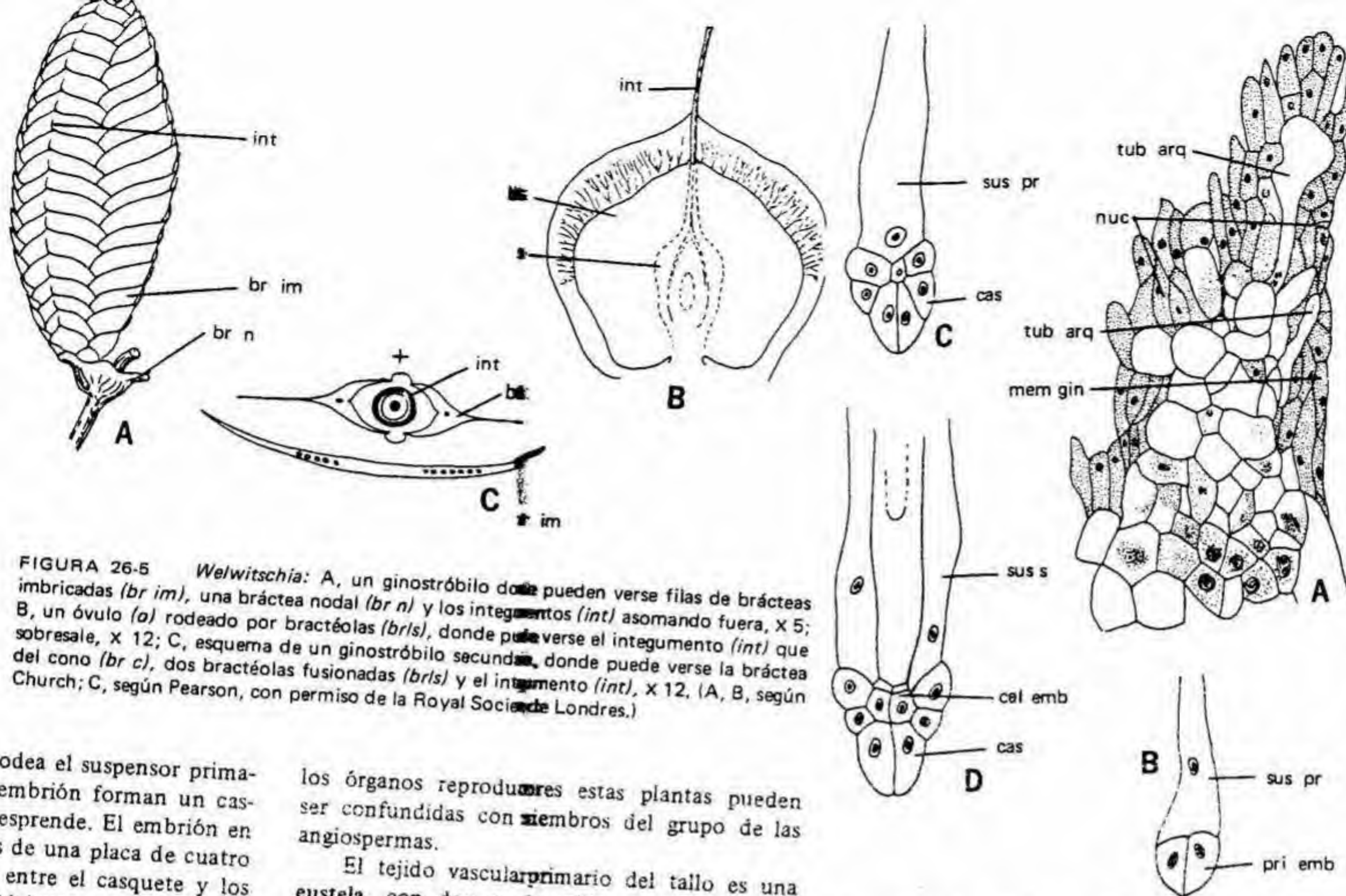


FIGURA 26-5 *Welwitschia*: A, un ginostróbilo donde pueden verse filas de brácteas imbricadas (br im), una bráctea nodal (br n) y los integumentos (int) asomando fuera, X 5; B, un óvulo (o) rodeado por bractéolas (brs), donde puede verse el integumento (int) que sobresale, X 12; C, esquema de un ginostróbilo secundario, donde puede verse la bráctea del cono (br c), dos bractéolas fusionadas (brs) y el integumento (int), X 12. (A, B, según Church; C, según Pearson, con permiso de la Royal Society de Londres.)

formar unos anillos que rodea el suspensor primario. Los primordios del embrión forman un casquete que más tarde se desprende. El embrión en sí se desarrolla a expensas de una placa de cuatro células que se encuentra entre el casquete y los suspensores secundarios. Al igual que en *Ephedra* y *Gnetum* existen dos cotiledones en la plántula joven.

ORDEN GNETALES. Este orden está representado por el género *Gnetum*, que comprende unas 30 especies que viven en la parte más húmeda de los trópicos. La mayoría de las especies son originarias de Indonesia y de Asia tropical, dos se encuentran en África tropical y 12 en América central y meridional. Ninguna de las especies es común a los hemisferios este y oeste.

La mayoría de las especies de *Gnetum* son lianas que trepan y se enroscan o se fijan con crampones a otras plantas. Algunas son arbustivas y unas pocas arbóreas. Tienen tallos cortos y tallos largos. En las lianas, las hojas se encuentran solamente sobre los tallos cortos. Las hojas son opuestas, con el limbo aplanado, nerviación secundaria pinnada y estomas sindetoqueilicos (fig. 26-7 A). Por ello, las hojas recuerdan mucho las de algunas dicotiledóneas y si no se dispone de

los órganos reproductores estas plantas pueden ser confundidas con miembros del grupo de las angiospermas.

El tejido vascular primario del tallo es una eustela, con dos o más anillos concéntricos de haces vasculares, cada uno con una pequeña cantidad de xilema primario constituido por traqueidas helicoidales y escaliformes. El xilema secundario, que se encuentra por encima de los haces primarios, está constituido por tráqueas, traqueidas y parénquima radial. Las perforaciones de las tráqueas se formaron durante la evolución a partir de la pérdida de los poros areolados circulares situados en las paredes terminales de las traqueidas. En este aspecto, se diferencian esencialmente de las tráqueas de las angiospermas, en donde parecen haberse desarrollado por disolución de poros areolados alargados para producir primero una placa de perforación escaliforme y más tarde una única abertura en la pared terminal. El floema contiene células cribosas y células que funcionan como células axilas, que proceden directamente del cámbium en lugar de una célula madre común, como ocurre en las angiospermas. Al igual que en *Welwitschia*, el córtex está formado por parénquima, fibras esclereidas.

El órgano polínico es un estróbilo

FIGURA 26-6 *Welwitschia*: A, Parte superior de la nucela en la cual se encuentran tubos arquegoniales (tub arq) creciendo hacia arriba para entrar en contacto con los tubos polínicos, que están creciendo hacia abajo (nuc, nucela; mem gin, membrana del ginóspero), X 70; B, primeras fases del desarrollo embrionario, con dos primordios embrionarios (pri emb) y un solo suspensor primario (sus pr), X 300; C, fase más avanzada del desarrollo embrionario, con células en la parte apical formando un casquete (cas), y una sola célula suspensora primaria (sus pr), X 300; D, fase posterior, todavía con células embrionarias (cel emb) en formación detrás del casquete (cas), y dos suspensores secundarios (sus s) flanqueando el suspensor primario (sus pr), X 300. (Según Pearson, con permiso de la Royal Society de Londres.)

compuesto, constituido por verticilos de brácteas de cono implantadas sobre un eje central (fig. 26-7 B). En esta axila, cada bráctea de cono encierra una estructura denominada androstróbilo secundario, formada por un collar de bractéolas casi completamente soldadas que rodea a un androsporangio central (fig. 26-7 C). El androsporangio es un sinandro con de dos a cuatro lóculos. Los granos de polen son pequeños y circula-

res, sin abertura germinal aparente y con muchas espinas finas sobre la exina (fig. 26-7 D).

Al igual que en *Welwitschia*, *Ephedra* y las angiospermas, el androgametófito de *Gnetum* está muy reducido, sin ningún desarrollo de las células protálicas. El primordio anterídico se divide para formar una célula generativa y una célula del tubo. La célula generativa se divide a continuación para dar una célula espermatógena y una célula estéril. Los androgametos se producen por división de la célula espermatógena, y uno de ellos fecunda el óvulo.

Los óvulos se encuentran en ginostróbilos compuestos (fig. 26-8 A). Los ginostróbilos primarios están dispuestos en verticilos, sobre pequeñas brácteas terciarias. Cada estróbilo primario se encuentra en la axila de una bráctea, que se reúne con las demás para formar un verticilo. El estróbilo secundario es parecido al de *Welwitschia*, con un par de bractéolas externas y un par de bractéolas internas que se denominan con frecuencia integumento externo (fig. 26-8 B). El verdadero integumento (integumento interno) se prolonga en un pico que sale fuera de las bractéolas.

El ginogametófito de *Gnetum* se diferencia del de las demás gimnospermas por el hecho de mantenerse con los núcleos libres en su extremo micropilar hasta después de la fecundación (fig. 26-8 C). *Gnetum* constituye también un caso único entre las gimnospermas, por el hecho de no formar arquegonios. En su lugar, uno (o más) de los núcleos libres actúa directamente como un óvulo, uniéndose con un núcleo procedente de un androgameto para formar un cigoto (fig. 26-8 D). *Gnetum*, en este aspecto, está algo más próximo al tipo de organización de algunas angiospermas, en las cuales no se forma tejido gametofítico y los núcleos libres se combinan directamente con los de los androgametos para formar el cigoto y el endosperma.

El embrión está formado al principio por un sistema ramificado de suspensores primarios de los cuales, en algunas especies, parten suspensores secundarios formados por división de células apicales. Los proembriones se forman a partir de las células apicales, y su número varía de uno a varios, dependiendo principalmente del número de ramificaciones del suspensor primario.

FILOGENIA DE LOS GNETO FITOS

El origen y las interrelaciones de estos tres géneros tan distintos son oscuros. Se han

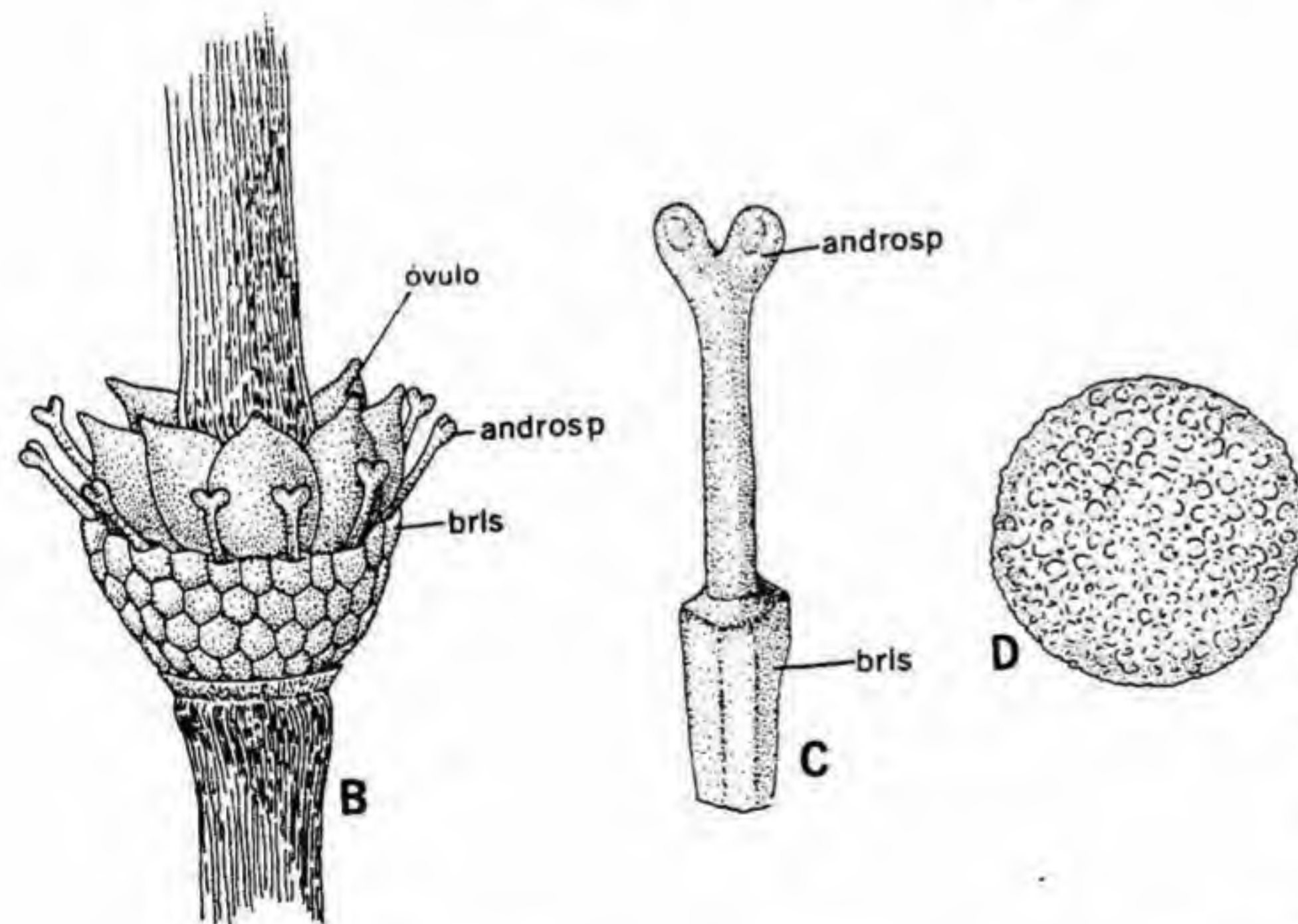


FIGURA 26-7 *Gnetum*: A, algunas hojas y androsporangios compuestos, x 0,5; B, un verticilo de androsporangios (*androsp*), bractéolas acompañantes (*brls*) y óvulos en el nódulo del pedúnculo fértil, x 15; C, dos androsporangios (*androsp*) con la base enfundada en un grupo de bractéolas (*brls*), x 15; D, un grano de polen mostrando las espinas romas y gruesas de la pared, x 500. (A-C, según Brown, con permiso de Blaisdell Publishing Company.)

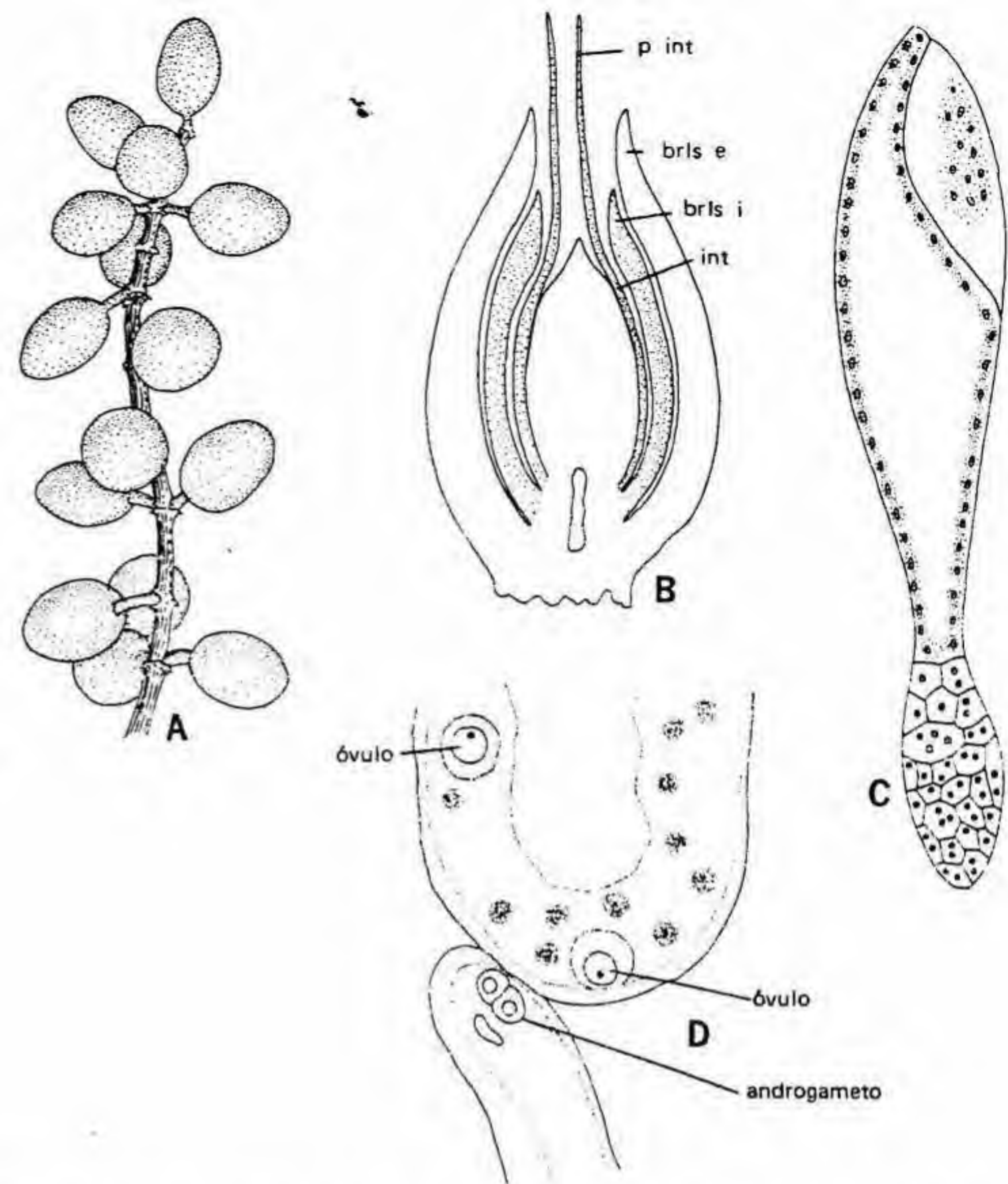


FIGURA 26-8 *Gnetum*: A, ramita con semillas, x 0,4; B, corte sagital de un óvulo, con el integumento (*int*) prolongado en un integumentario (*p int*) con bractéolas internas (*brls i*) y bractéolas externas (*brls e*), x 40; C, ginogametófito con núcleos libres en su parte superior y células en la inferior, x 50; D, porción de un ginogametófito con núcleos libres y dos óvulos (arriba), y un tubo polínico con dos androgametos (abajo) inmediatamente antes de la fecundación, x 600. (A, según Brown, con permiso de Blaisdell Publishing Company; B, C, según Lotsy; D, según Thompson, con permiso del American Journal of Botany.)

encontrado granos de polen parecidos a los de *Ephedra* y de *Welwitschia* ya en terrenos del Pérmico, mientras que sólo se ha citado la presencia de polen atribuido a *Gnetum* en capas del Terciario. Sobre la base de este polen fósil, *Ephedra* y *Welwitschia* parecen haber tenido más especies en tiempos pasados que las que tienen ahora, lo cual parece indicar que el número de sus especies ha disminuido desde principios del

Mesozoico. Asimismo, algunos granos de polen de rocas del Mesozoico y del Terciario están asociados con plantas mesofíticas, lo cual nos sugiere que *Ephedra* y *Welwitschia* pueden no haber vivido siempre restringidas a las condiciones xerofíticas de la actualidad.

Los gnetófitos se han considerado como un grupo de transición entre las gimnospermas y las angiospermas, y algunos los han considerado

como los predecesores inmediatos de las angiospermas. Entre las características de angiospermas tenemos la presencia de tráqueas en el xilema, los estróbilos compuestos parecidos a flores, las bractéolas, que con frecuencia se han comparado con un segundo integumento, y el tipo de fecundación que se encuentra en *Gnetum*. Sin embargo, el gametófito libremente nucleado es una característica típica de gimnosperma, como lo es la ausencia de carpelos; y los gnetófitos están casi con certeza más íntimamente relacionados con antecesores de las gimnospermas que con ningún grupo antiguo de angiospermas.

Las pruebas basadas en granos de polen fósiles y modernos parecen indicar que *Ephedra* y *Welwitschia* estaban más íntimamente relacionadas entre sí que con *Gnetum*. Además, las prue-

bas basadas en otros tipos de polen asociados con el polen de *Ephedra* y de *Welwitschia* hallado en el Pérmico, parecen indicar que estos dos géneros derivaron probablemente de grupos primitivos de la línea de los coníferos. Pero el polen de *Gnetum*, con numerosas espinas pequeñas, nos indica que puede corresponder a una angiosperma muy reducida. Esta opinión queda respaldada también por la morfología general de la hoja de *Gnetum*, por la carencia de arquegonios y por la embriogénesis típicamente de angiosperma. Sin embargo, para los tres géneros los antecesores fósiles y las líneas de descendencia son completamente oscuros y también en este caso debemos esperar nuevos descubrimientos que permitan clarificar las interrelaciones de éstos con otros grupos.

Waterkeyn, L., "Etudes sur les Gnetales, II: Le Strobile Mâle, la Microsporogénese, et le Gametophyte Mâle de *Gnetum africanum* Welw". *La Cellule*, 60: 5-78 (1959).

— "Etudes sur les Gnetales, IV: Le Tube Micropylaire et la Chambre Pollinique de *Gnetum africanum* Welw". *La Cellule*, 61: 79-96 (1960).

Wilson, L. R., "Geological History of the Gnetales". *Oklahoma Geol. Notes*, (19)2: 35-40 (1959).

BIBLIOGRAFIA

- Chamberlain, C. J., *Gymnosperms: Structure and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press (1935). Págs. 361-426.
- Eames, A. J., "Relationships of the Ephedrales". *Phytomorphology*, 2: 79-100 (1952).
- Emberger, L. En Chadeaud, M. y Emberger, L., *Traité de Botanique (Système-matique)*. Vol. II: *Les Végétaux Vasculaires*. Paris: Masson et Cie (1960). Págs. 460-472.
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 417-442.
- Martens, P., "Etudes sur les Gnetales, III: Structure et Ontogénese du Cône et de la Fleur Femelles de *Welwitschia mirabilis*". *La Cellule*, 60: 169-286 (1959).
- "Sur l'Ontogénese de la Fleur Mâle de *Welwitschia mirabilis* Hooker". *Phytomorphology*, 11: 37-40 (1961).
- "Etudes sur les Gnetales, VI: Recherches sur *Welwitschia mirabilis*; III: L'Ovule et le Sac Embryonnaire—Les Sacs Embryonnaire Extra-floraux". *La Cellule*, 63: 307-330 (1963).
- Negi, V. y Lata, M., "Male Gametophyte and Megasporeogenesis in *Gnetum*". *Phytomorphology*, 7: 230-236 (1957).
- Pearson, H. H. W., *Gnetales*. Londres: Cambridge University Press (1929).
- Rodin, R. J., "Leaf Anatomy of *Welwitschia*, I: Early Development of the Leaf". *Am. J. Bot.*, 45: 90-95 (1958).
- "Leaf Anatomy of *Welwitschia*, II: A Study of Mature Leaves". *Am. J. Bot.*, 45: 96-103 (1958).
- "Anatomy of the Reproductive Bracts in *Welwitschia*". *Am. J. Bot.*, 50: 641-648 (1963).
- Thompson, W. P., "Independent Evolution of Vessels in Gnetales and Angiosperms". *Bot. Gaz.*, 65: 83-90 (1918).
- Vasil, V., "Morphology and Embryology of *Gnetum ula*". *Phytomorphology*, 9: 167-215 (1959).

DIVISIÓN ANTÓFITOS

En los esquemas más recientes de clasificación del reino vegetal, la subdivisión angiospermas de la vieja división espermatófitos se ha elevado al rango de división y con ella se han establecido dos clases: las dicotiledóneas y las monocotiledóneas. Como ya se ha hecho observar, el otro grupo de plantas con semillas que se acostumbraba a incluir en la subdivisión gimnospermas se distribuye actualmente en otras divisiones. Los antófitos comprenden todas las plantas que se denominan comúnmente *plantas con flores*, y que constituyen el grupo más amplio y más conspicuo de la flora actual. En él se reconocen unas 300 familias, que comprenden unas 275 000 especies. Hay quien considera que el hombre no podría haber evolucionado sin las angiospermas. Ciertamente no podríamos subsistir sin ellas, puesto que en último término de ellas dependemos completamente para obtener nuestros alimentos. Si no por otras razones, deberíamos interesarnos en aprender algo acerca de los antófitos por lo menos debido a que nuestra economía se basa fundamentalmente en ellos. De diversas especies obtenemos madera (para construcción, ebanistería y embalaje), fibras, condimentos, especies, aceites esenciales, y materias primas para fabricar determinadas medicinas.

La caracterización de los antófitos es difícil. Como muy acertadamente señala Lam, la única característica que distingue a esta división es la **fecundación doble** y en consecuencia el desarrollo del **endosperma**. En la mayoría de los casos la posesión de un **carpelo** cerrado, y un **fruto** que se desarrolla a partir de él, son otras características distintivas. Otros caracteres que ayudan a caracterizar las plantas con flores se encuentran en mayor o menor grado en otras divisiones de plantas vasculares. A pesar de ello, los antófitos

en general presentan los siguientes: tráqueas en el xilema; células anexas en el floema; flores con algunas de las piezas florales estériles y otras con función reproductora; y carpelos que encierran uno o más óvulos que pueden originar semillas al madurar y, junto con la pared del carpelo, formar un fruto. Los antófitos, sólo pueden ser separados de los demás grupos mediante una combinación de estas características y, puesto que los más importantes de ellos están escondidos en el interior del óvulo, la probabilidad de detectar sus primeras fases evolutivas en los fósiles es muy baja.

Lamentablemente, el registro fósil de los antófitos nos da pocos elementos para averiguar su origen. Se ha sugerido que *Sanmiguelia* y *Furcula*, del Triásico, tienen ciertas características de angiosperma en el follaje. Trabajos rusos sobre polen de angiosperma procedente del Carbonífero tienen un gran interés, como lo tienen también las conclusiones de que ciertas estructuras de *Glossopteris* del Pérmico presentan afinidades con los antófitos. Sabemos que los antófitos del Cretácico medio tenían una estructura morfológica muy evolucionada, que muchas familias actuales estaban ya claramente diferenciadas, y que un cierto número de especies actuales eran ya reconocibles.

Una cuestión importante y filogenéticamente interesante es la siguiente: ¿Cómo puede explicarse la súbita aparición de los antófitos? Una posibilidad es que evolucionaran más rápidamente que otros grupos, como las gimnospermas. Otra es que hayan seguido un largo proceso del desarrollo durante el Precretácico, del cual no se ha conservado registro fósil. También en este caso, podemos equivocarnos al reconocer en la actualidad algunos fósiles de preangiospermas previamente incluidos en grupos como las pteridospermas del Mesozoico.

Las pruebas a favor y en contra de estos dos puntos de vista han sido revisadas por Axelrod, y por Scott, Barghoorn y Leopold. Axelrod llegó a la conclusión de que las pruebas existentes favorecen la idea de un origen de los antófitos muy anterior al Cretácico, incluso situable en los tiempos triásicos y pérmicos. De acuerdo con esta opinión, estas primeras etapas carecen de registro fósil debido a que las primeras plantas con flores evolucionaron y vivieron en lugares elevados y en medios en donde la fosilización era improbable. Scott, Barghoorn y Leopold creen que las angiospermas evolucionaron de modo rápido durante la primera parte del Cretácico a partir de un grupo

de preangiospermas, y tuvieron éxito y se expandieron gracias a los caracteres que acababan de adquirir; de acuerdo con estos investigadores, la total falta de granos de polen que puedan atribuirse con seguridad a los antófitos y otros fósiles en rocas anteriores al Cretácico es una indicación poderosa de que los antófitos no evolucionaron hasta este momento. Engler hizo derivar a los antófitos de hipotéticos grupos del Mesozoico que llamó protoangiospermas. Otros autores los hicieron derivar de un grupo de gimnospermas denominado hemiangiospermas. Otros todavía consideran que derivaron de las bennettitales, de la división cicadófitos. Probablemente la opinión más extendida es la de que los antófitos derivaron de helechos con semillas, pertenecientes a los pteridospermófitos. Lam ha aportado una revisión muy amplia y crítica de las diversas teorías de las relaciones filogenéticas de los antófitos. Le parece que las relaciones filogenéticas entre las plantas con flores son totalmente especulativas, y esta opinión está ganando adeptos entre los sistemáticos. De acuerdo con Constance, se cree en general que no se dispone todavía de pruebas suficientes para formular una distribución filogenética satisfactoria de las plantas con flores.

La flora de antófitos actual es básicamente terrestre, y sus representantes se encuentran prácticamente en todos los hábitats. Algunos son hidrófitos, inmersos como *Elodea*, o flotantes como *Lemna*; en el extremo opuesto, pueden encontrarse creciendo en las condiciones más xerofíticas. Se encuentran en la zona intertropical, así como en el Ártico y en el Antártico en las latitudes más elevadas en las cuales existe vegetación. Algunos, carentes de clorofila, son saprófitos obligados, otros son parásitos. Entre estos últimos tenemos los muérdagos y las cúsctas. En cuanto a su morfología, los antófitos son enormemente variables y su tamaño puede ir desde las diminutas *Wolffia*, que son como una cabeza de alfiler y flotan sobre la superficie de los pequeños estanques, hasta las especies gigantes de *Eucalyptus* (*E. regnans*) del cual se han descrito ejemplares con una altura superior a los 100 m y un diámetro de casi 3 m.

Para delimitar las dos clases de los antófitos se utilizan unas pocas características generales. En las dicotiledóneas, en la semilla hay dos cotiledones (hojas de la semilla), y el tallo es dictiotélico y provisto de un cámbium activo en la mayoría de las especies; en las monocotiledóneas, suele existir un solo cotiledon y el tallo es politélico y desprovisto de cámbium funcional. Las

hojas de las dicotiledóneas tienen un tipo especial de nerviación que se denomina reticulada; las hojas de las monocotiledóneas son paralelinervias. En fin, en las dicotiledóneas las piezas florales se encuentran en general en número de cuatro, cinco o múltiplos de éstos; las piezas florales de las monocotiledóneas se encuentran típicamente en número de tres o múltiplos de tres.

Sin embargo, la frontera entre estas dos clases es en realidad bastante imprecisa. Diversas excepciones a las generalizaciones antedichas destacan el hecho de que la posición sistemática de una planta debe determinarse teniendo en cuenta el conjunto de estas características. Las características "clave" sencillas tienen su importancia para ayudar a la identificación, pero desde el punto de vista morfológico y filogenético otras características pueden ser más importantes. Por ejemplo, *Maianthemum*, con las partes florales en número de cuatro por verticilo, puede parecer fuera de lugar dentro de las monocotiledóneas, pero en realidad está íntimamente relacionado con ellas por todas sus otras características.

Las hojas están bien desarrolladas en la mayoría de las plantas con flores. Debido a que estos órganos suelen persistir durante un cierto tiempo y están sujetos a la continua influencia del ambiente, deben estar bien adaptados al lugar en que viven. En la mayoría de los casos no es difícil ver el valor adaptativo de una determinada morfología foliar como resultado de la continua selección que ha estado operando sobre ella durante largos períodos de tiempo. Por ello, no es sorprendente encontrar hojas de todos los tamaños y formas: algunas son delgadas, otras gruesas, algunas escuamiformes, otras de varios metros de longitud, algunas pecioladas, otras sésiles, algunas pilosas y otras glabras. A pesar de estas diferencias, todas tienen de modo general la función común de facilitar la fotosíntesis. En casos particulares, las hojas pueden estar muy modificadas para adaptarse a otras funciones, como de almacenaje, en muchas especies desertícolas; para la reproducción vegetativa, como en el caso del desarrollo de plántulas a partir de propágulos adventicios en *Kalanchoe*; pueden estar transformadas en brácteas florales de colores llamativos en el pascuero (*Euphorbia pulcherrima*) o en (*Cornus nuttallii*); pueden estar en forma de zarcillos en muchas leguminosas, e incluso estar transformadas en trampas especializadas para atrapar insectos en *Drosera*, *Dionaea*, *Sarracenia*, y varios otros géneros. Otro tipo general de hoja, el pequeño catafilo escuamiforme, se encuentra en

ciertos rizomas, y como escama protectora, alrededor de los propágulos.

En muchos géneros de dicotiledóneas se forman un par de apéndices, las **estípulas**, en la base del pecíolo. Pueden adoptar una gran variedad de formas (fig. 27-1, 2), algunas de las cuales son claramente adaptativas. Pueden ser libres o adnadas sobre el pecíolo, caducas o persistentes, relativamente grandes o pequeñas. En algunos casos (*Pisum*, *Lathyrus*, *Galium*, *Viola*) las estípulas son foliáceas y contribuyen sin duda de modo importante al balance conjunto de la fotosíntesis; en *Smilax*, crecen para formar zarcillos; en *Robinia*, *Acacia* y en muchas otras leguminosas, las estípulas se convierten en espinas; en casos como en el del tulipero (*Liriodendron*) no tienen otro papel que el de escamas de los propágulos. La naturaleza morfológica de las estípulas es una cuestión todavía abierta, y su ontogénesis varía según sea la forma de estar relacionadas con la base de la hoja.

MORFOLOGIA FLORAL

Parece adecuado limitar el empleo del término *flor* a los órganos reproductores sexuales de los antófitos, aunque no siempre se ha hecho lo mismo (véase pág. 468). En el pasado, los botánicos llamaron flores a los órganos de algunas gimnospermas. Otros han llamado la atención hacia el hecho de que los estróbilos de las gnetales son casi como inflorescencias que llevan flores y poseen un perianto vestigial. Se ha dedicado mucha especulación y discusión al problema de la evolución de las flores; particularmente ha sido materia de controversia el problema de los orígenes de los **estambres** y de los **carpelos**. Lamentablemente, existen pocas pruebas paleobotánicas que puedan dar mucha ayuda a la interpretación de las primeras fases de la evolución de las flores; sin embargo, un cierto número de géneros de las ranales que se consideran primitivos por otras razones, nos ofrecen seguramente indicaciones válidas sobre la naturaleza general de las estructuras antecesoras de la flor.

La literatura que trata sobre la morfología floral y sus interpretaciones es muy extensa. El espacio de que se dispone aquí no permite la presentación de las opiniones actuales, pero éstas pueden encontrarse en Esau y Lam. Siguiendo las referencias bibliográficas, Esau da una revisión crítica y señala que según la idea más antigua y todavía más popular, la flor es un brote acortado

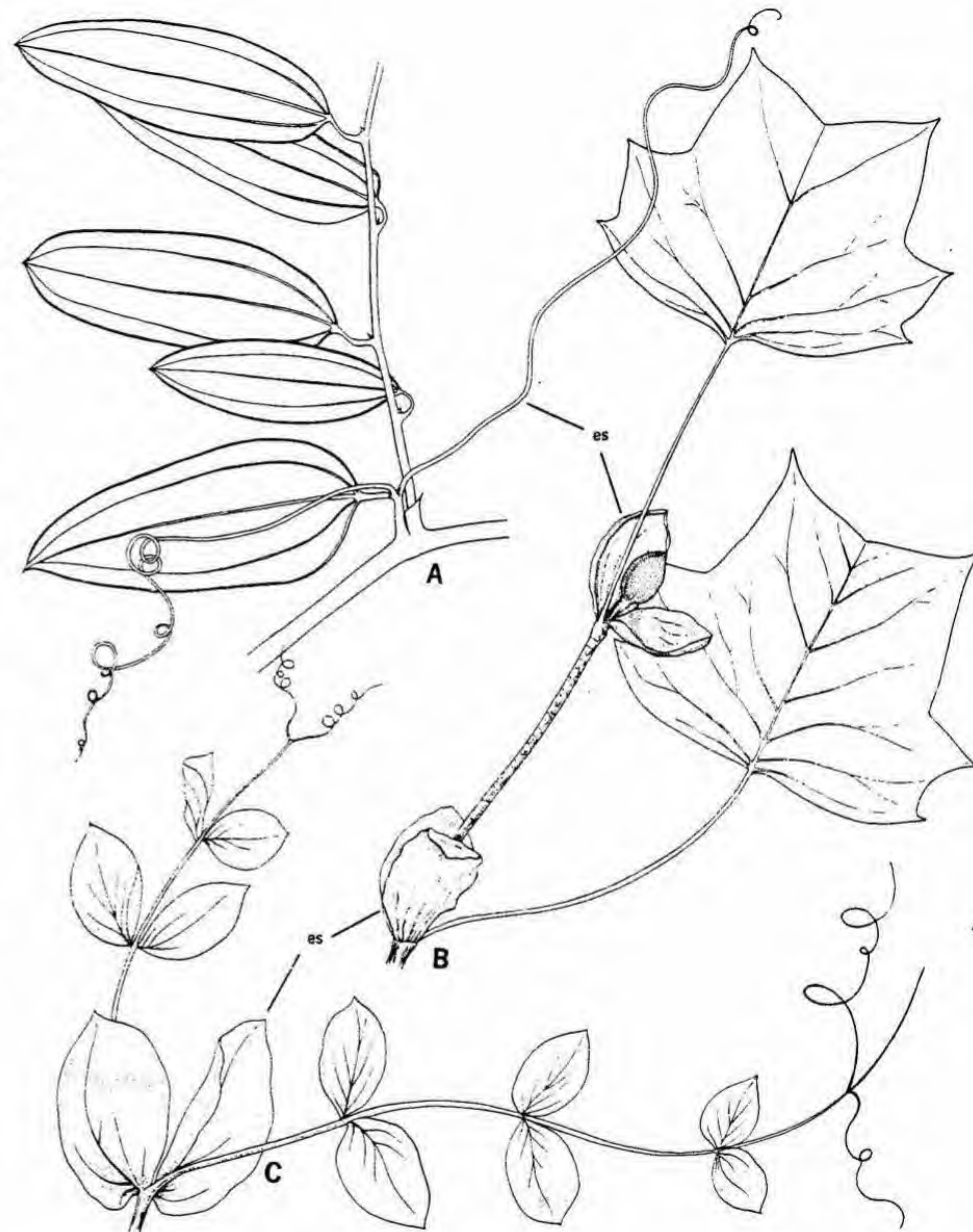


FIGURA 27-1 Estípulas: A, *Smilax laurifolia*, con zarcillos estipulares, x 0,5; B, *Liriodendron tulipifera*, con estípulas que funcionan a modo de escamas de los propágulos, x 0,5; C, *Pisum sativum*, con estípulas foliáceas, x 1. es, estípula.

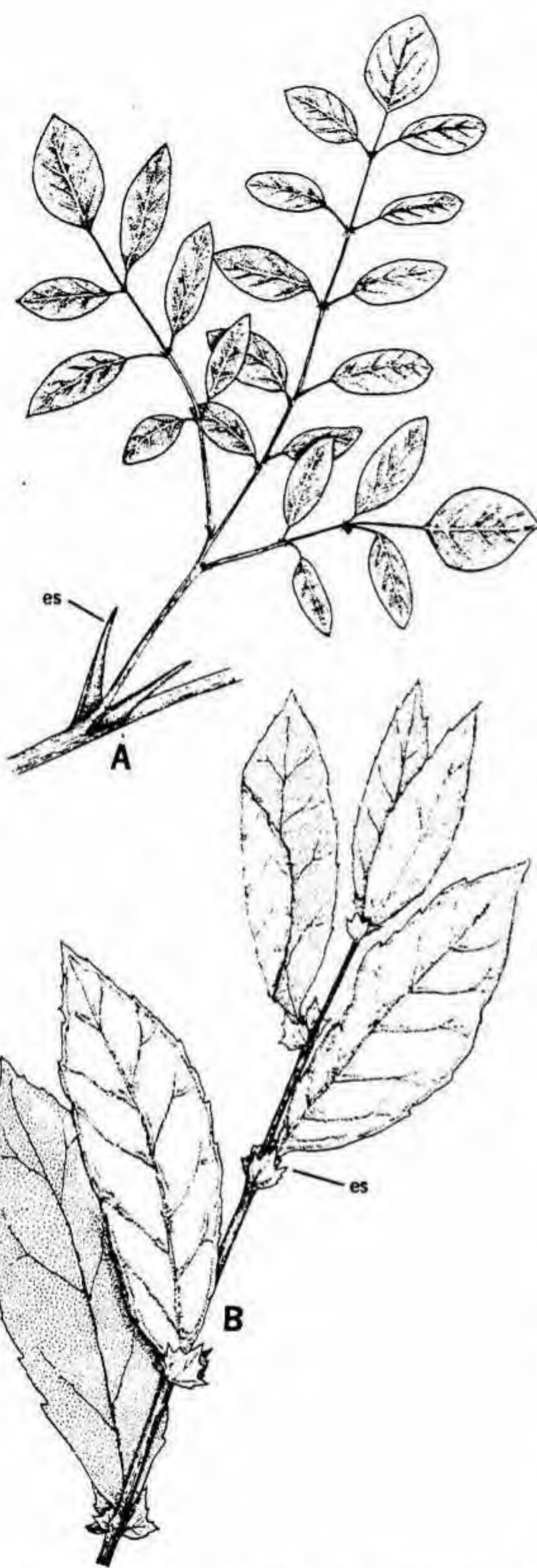


FIGURA 27-2 Estípulas: A, *Robinia pseudoacacia*, con espinas estipulares, X 1; B, *Salix scouleriana*, brote vigoroso con estípulas foliáceas persistentes, X 0,5. es, estipula.

y de crecimiento definido y sus piezas son hojas modificadas. En oposición a este punto de vista clásico se encuentran numerosos botánicos modernos cuyos argumentos están resumidos por Lam. Sin embargo Foster y Gifford afirman que "...pueden demostrarse marcados puntos de similitud entre las hojas vegetativas y los apéndices florales con respecto a su origen, primeras fases de la ontogénesis y plan básico de nerviación". El grado de parecido con las hojas normales varía considerablemente según sea el género y el órgano. Por ejemplo, los sépalos y los pétalos son básicamente más parecidos a hojas que algunos estambres y carpelos extremadamente especializados.

FLORES

El tamaño de los periantos varía desde 1 m o incluso menos, en diámetro, en el caso de algunas pequeñas plantas anuales, hasta casi 1 m de diámetro en ciertas especies de *Rafflesia*. La función básica del perianto es la atracción de insectos polinizadores y, secundariamente, la protección del polen y del néctar atractor de los insectos frente a la lluvia y frente a la depredación por insectos no polinizadores. El grado de relación entre la morfología floral y los agentes y mecanismos polinizadores será estudiado más adelante.

La flor típica está constituida por partes estériles y partes fértiles. Las partes estériles comprenden el cáliz, constituido por sépalos y la corola, integrada por pétalos. En ciertos casos, es conveniente no distinguir entre cáliz y corola y emplear el término **perianto**, particularmente si, por falta de diferenciación o por desdiferenciación, se hace difícil distinguir entre el cáliz y la corola. Los órganos fértiles de la flor son el **androceo**, constituido por estambres, y el **gineceo**, integrado por carpelos.

PERIANTO

Si las partes del perianto se parecen íntimamente entre sí, como ocurre en la tulipa (*Tulipa*), cada una de las piezas se denomina tépalo. Si el perianto indiferenciado contiene un solo verticilo, por convenio, se considera como el cáliz, a menos que existan buenas pruebas a favor de lo contrario, como en las valerianáceas y en las compuestas, en donde el cáliz está muy reducido

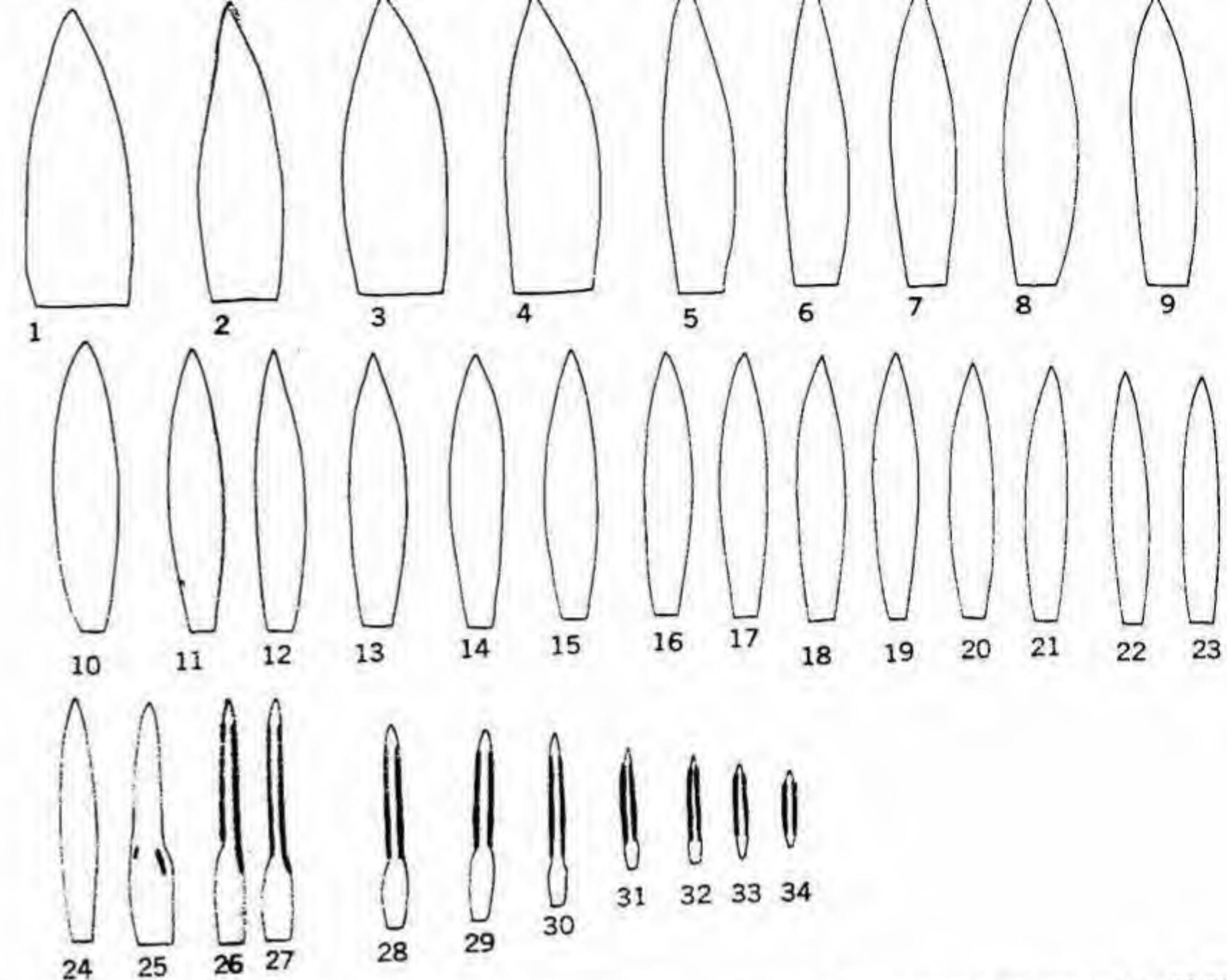


FIGURA 27-3 Piezas florales donde pueden observarse transiciones. 1-4, sepaloideas; 5-24, petaloideas; 25-34, estambres. (Según Gibbs.)

y en algunos casos no llega a desarrollarse en absoluto. Si no existe corola, o si los pétalos son muy poco visibles, el cáliz puede ser petaloide, como ocurre en géneros como *Anemone*, *Clematis* y *Helleborus*. De ordinario, los sépalos tienen un aspecto completamente foliáceo y tienen tres haces vasculares principales, como suele ocurrir con las hojas. Por regla general, los sépalos son verdes y fotosintetizadores, pero no están diferenciados hasta el punto de poseer parénquima en empalizada.

El tamaño y la forma de los pétalos es mucho más variado que el de los sépalos, y de ordinario pueden distinguirse bien por su color. Este color es debido a los cromoplastos o a los pigmentos disueltos en las células. A pesar de un cierto parecido superficial con los sépalos, los pétalos son anatómicamente —y en algunos casos también morfológicamente— mucho más próximos a estambres estériles. Al igual que en un estambre, sólo suele entrar un único rastro foliar en la base del pétalo. En ciertos casos, puede

ponerse de manifiesto la próxima interrelación basándose en las flores "dobles" que se encuentran en géneros como *Paeonia*, *Rosa*, *Pelargonium* y *Dianthus*, en los cuales existen pétalos supernumerarios que corresponden claramente a estambres transformados. Sin embargo, géneros como *Trillium* presentan con frecuencia una reversión parcial o completa de los pétalos hacia estructuras sepaloideas. En ciertos miembros de las magnoliáceas, calicantáceas, y nimfeáceas existe una transición continua desde los sépalos a los estambres pasando por los pétalos (fig. 27-3). Como señala Eames: "Sin duda, la corola ha aparecido de dos maneras. Representa estambres modificados en la mayoría de las familias; en algunas familias representa la parte distal de un perianto primitivamente no especializado". Esto significa probablemente que por evolución convergente la corola ha derivado secundariamente, en algunos casos, a partir de estambres, mientras que en otros casos, ha derivado directamente por modificación de hojas.

El androceo es el conjunto de los estambres de una flor. El número de éstos varía desde muchos hasta uno, según sea la especie, y su número es indefinido o definido también según la especie. Los estambres se forman sobre el **receptáculo**, en la parte interior de la corola. Su disposición sobre éste puede ser en espiral, verticilada o fasciculada, con los haces normalmente dispuestos en verticilos. Estudios sobre familias de dicotiledóneas como las winteráceas, dilleniáceas, magnoliáceas, nimfeáceas, e incluso con algunos géneros de las ranunculáceas, ponen de manifiesto que el androceo primitivo es el constituido por muchos estambres dispuestos en espiral.

En su forma más común el estambre está compuesto por un **filamento** que sostiene en su extremo superior una **antera** que contiene dos pares de **androsporangios**. Es una suposición aceptable que un estambre de este tipo corresponde a una fase evolutiva relativamente avanzada. En el pasado, se han formulado varias teorías para explicar su origen y desarrollo filogenético. De acuerdo con la teoría de Goethe, los estambres son homólogos de hojas. Hasta hace relativamente poco no se reconocieron los parecidos morfológicos entre los estambres y las hojas. Además, la mayoría de las plantas con flores tienen estambres con un solo haz vascular, no tres como en las hojas. Sin embargo sabemos ahora que algunas hojas reducidas tienen un solo haz vascular, y que los estambres de géneros primitivos pueden tener tres. Un cierto número de investigadores, estudiando representantes primitivos del grupo de las ranales han puesto de manifiesto que en este caso por lo menos el estambre es, sin duda alguna, un esporofilo. En *Degeneria*, que Canright considera como el tipo *conocido* que presenta estambres más próximos a los primitivos de las angiospermas, el estambre es un órgano en forma de hoja ancha, con muy poca diferencia entre las partes estériles y las fértiles y con tres haces vasculares. En su estudio de las magnoliáceas, Canright ha dispuesto los varios tipos de estambres que considera que constituyen una serie evolutiva partiendo de un androsporofilo ancho y foliáceo, para terminar en un androsporofilo con esporangios marginales y un filamento y anteras bien diferenciados (fig. 27-4).

El **conectivo**, el tejido que se encuentra entre los pares de esporangios, es una tira de tejido que no se puede distinguir histológicamente de los

demás tejidos de la pared de la antera. En *Degeneria*, por ejemplo, no existe distinción posible entre el filamento, el conectivo y la antera; y los esporangios se encuentran cerca del esporofilo, con la lámina del esporofilo que se extiende tras ellos (fig. 27-5 C). En el transcurso de la evolución, la lámina se ha ido estrechando progresivamente al parecer, hasta transformarse la parte basal en el filamento. La parte superior reducida se ha transformado en la antera, con el conectivo extendiéndose al principio tras los esporangios, como un apéndice. En algunas familias, el conectivo se encuentra reducido hasta formar un fino eje intermedio, y en otros está reducido hasta formar un punto de unión entre los lóbulos de las anteras. Sin embargo, en algunas familias relativamente especializadas, como en las violáceas, el conectivo puede ser muy prominente; esto se considera en general como un carácter secundario relacionado con la polinización. En *Viola*, el conectivo origina un nectario (fig. 27-6).

La historia evolutiva del estambre está también resumida por Eames. "El estambre primitivo era laminar, con dos pares de esporangios fijos tanto sobre la cara adaxial como sobre la abaxial. De este estambre sencillo se han desarrollado los órganos filamentosos y complejos con pares de esporangios marginales. La forma dorsiventral se ha perdido casi por completo; la antera especializada de las familias más evolucionadas es más o menos cuadrangular y el filamento es cilíndrico. La posición marginal de los pares de esporangios —un componente de cada par aparentemente adaxial y el otro abaxial— parece indicar que los esporangios pertenecen dos de ellos a un lado y dos al otro, mientras que en el estambre primitivo los cuatro correspondían a uno de los lados" (fig. 27-5).

Los casos que se apartan de la morfología típica del estambre pueden relacionarse casi siempre con algún mecanismo especial de polinización. Esto mismo es casi siempre cierto respecto del tipo de dehiscencia de las anteras. La dehiscencia es **introrsa** cuando la abertura se realiza hacia el centro de la flor, **extrorsa** cuando tiene lugar hacia el exterior. En la mayoría de los géneros las anteras dejan salir el polen a través de estrechas fisuras dispuestas en sentido longitudinal (dehiscencia longitudinal). La dehiscencia transversal (a través de fisuras transversales) tiene lugar muy raramente mientras que la dehiscencia poral (a través de aberturas pequeñas y redondeadas) es característica de unas pocas familias, como las ericáceas. En algunos casos la fisura tiene

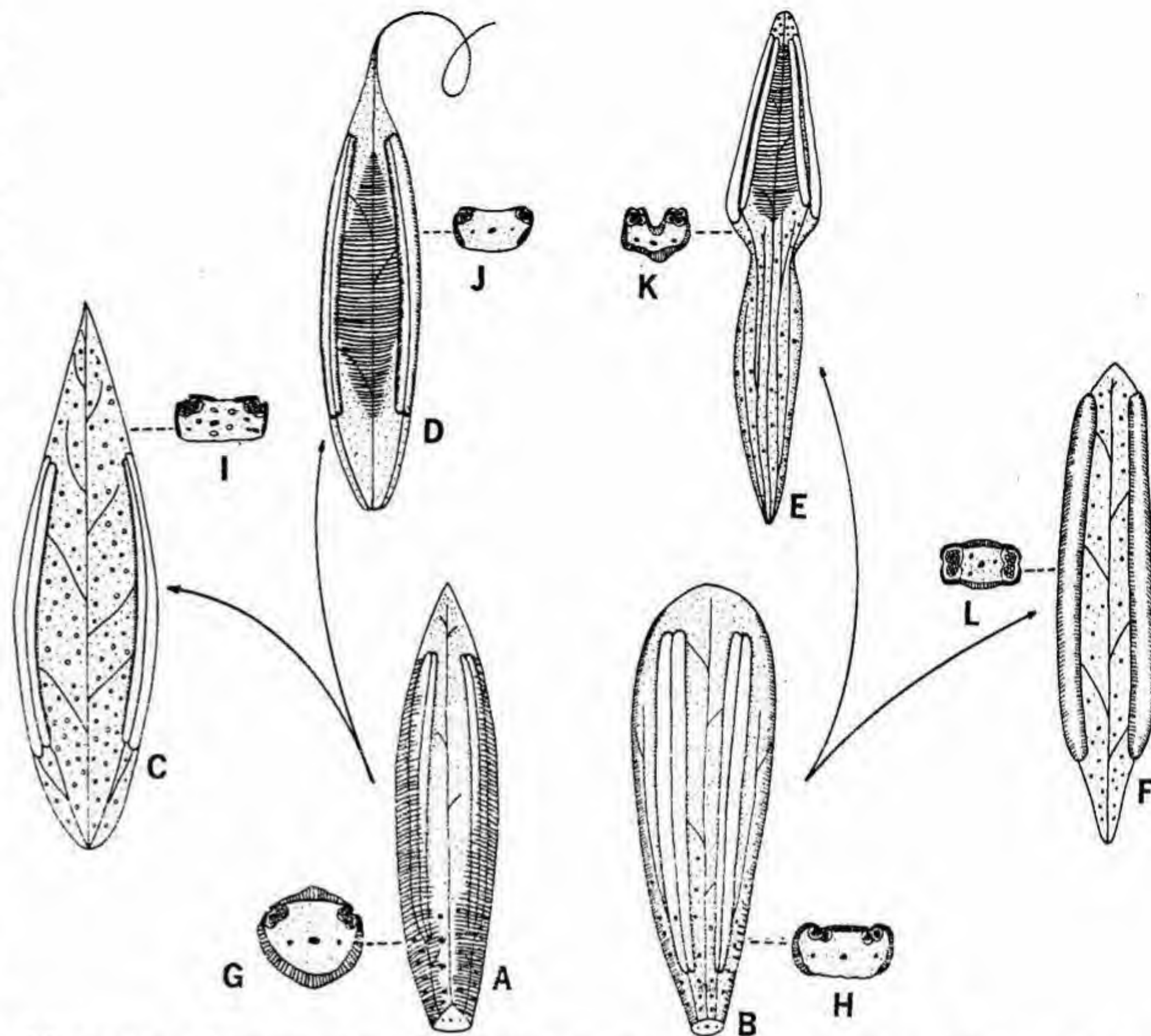


FIGURA 27-4 Principales líneas de especialización en los estambres de las magnoliáceas: A-F, estambres aislados vistos por su cara adaxial; G-L, esquemas de las secciones transversales de estambres aislados. (Según Canright, con permiso del *American Journal of Botany*.)

la forma de un opérculo en forma de válvula de tejido (dehiscencia valvular), característica de las berberidáceas y lauráceas especialmente.

GINECEO

El gineceo está constituido por los órganos ovulíferos, los carpelos o ginosporofilos. Al igual que con los estambres, el número de carpelos varía desde muchos en las flores primitivas, hasta uno en los casos más evolucionados. Su disposición puede ser espiralada o verticilada. En familias como la de las magnoliáceas se encuentran numerosos carpelos dispuestos en espiral, al igual que en muchos de los géneros de las rosáceas.

Al igual que los estambres, los carpelos son órganos alargados, primitivamente aplanados lateralmente. Con este parecido con los estambres, el carpelo es comparable a una hoja por todas sus relaciones con el tallo. Sin embargo, el carpelo se diferencia por originar **ginosporangios** sólo en la parte adaxial, mientras que los androsporangios se desarrollan tanto en la cara adaxial como en la abaxial. En el transcurso de la evolución, los márgenes del limbo del carpelo parecen haberse ido incurvando hacia la parte adaxial, en dirección al nervio central, encerrando de esta forma los ginosporangios en una cavidad denominada **lóculo** (fig. 27-7).

Los diversos avances evolutivos proceden según parece del cierre completo del carpelo, de la

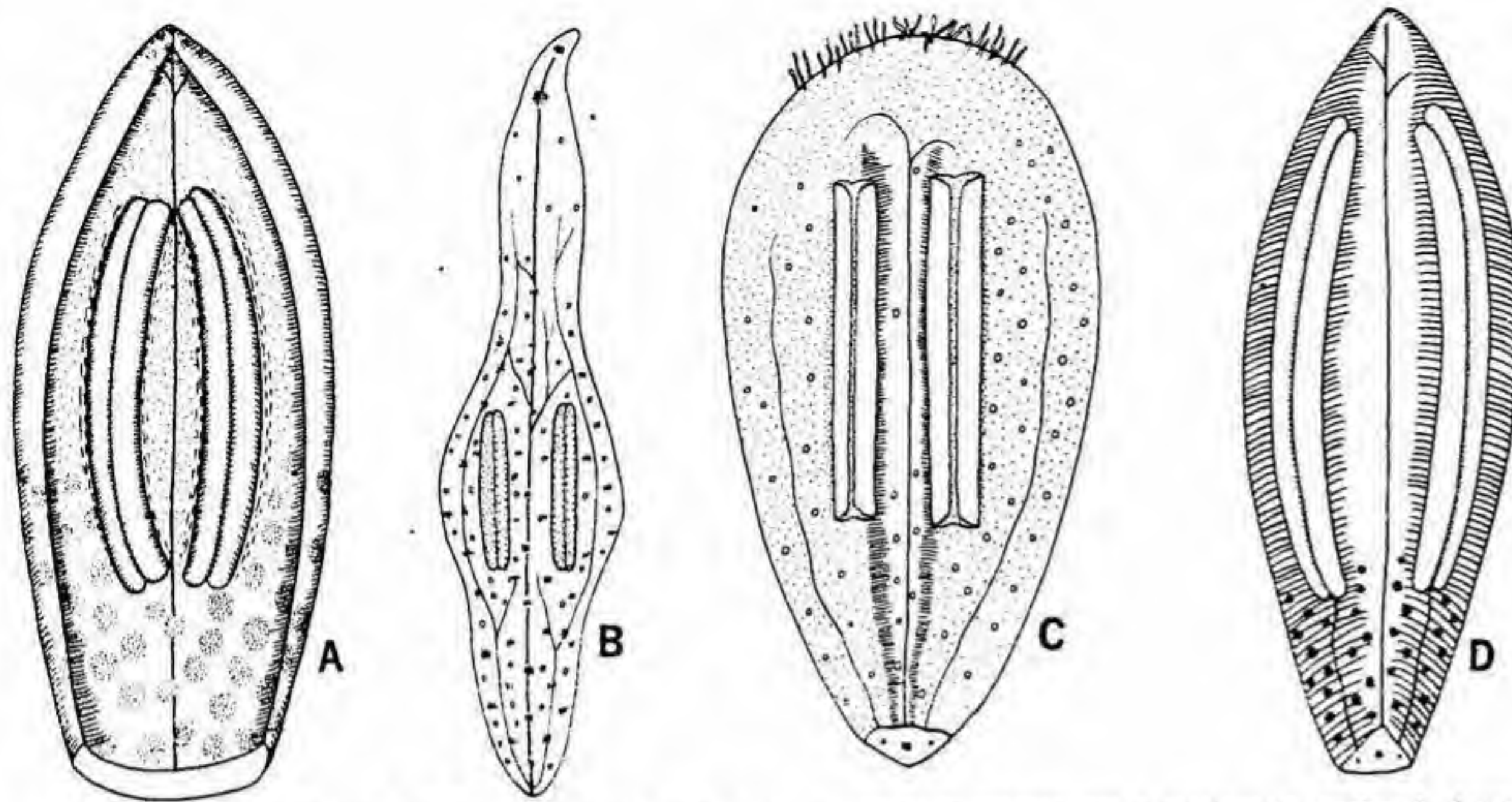


FIGURA 27-5 Diagrama en el que se comparan los androsporofilos de géneros representativos de ranales: A, *Austrobaileya*; B, *Himantandra*; C, *Degeneria*; D, *Magnolia*. A, D, vistos por la cara adaxial; B, C, vistos por la cara abaxial. (Según Canright, con permiso del *American Journal of Botany*.)

reducción en el número de óvulos y de la limitación de la presencia de éstos a la parte inferior del carpelo (ovario); la parte superior estéril se convierte en el estilo, con el estigma localizado en su parte apical. Bailey y Swamy señalan que, en las flores más primitivas, el estilo es claramente conduplicado y, por regla general, está vascularizado mediante un nervio dorsal y dos ventrales.

De acuerdo con Bailey y Swamy, la forma menos modificada de carpelo existente en una planta actual parece ser la de *Drimys piperita*. En el momento de la antesis, este carpelo es estipitado, y está provisto de un limbo relativamente delgado, plegado de forma conduplicada, que encierra un cierto número de óvulos fijos sobre su superficie adaxial. Estos óvulos se encuentran formando una serie más o menos lineal entre los nervios dorsal y lateral. La placentación es claramente laminar y en algunos casos medial, más que marginal. Los márgenes de este carpelo no están soldados (Bailey y Swamy los denominan "no soldados"), y no poseen superficie estigmática localizada. En su lugar, se encuentran pelos estigmáticos muy desarrollados sobre la superficie interna, y sobre los márgenes libres del carpelo, los pelos forman un par de crestas estigmáticas que se extienden desde el ápice hasta la base, sobre la cara ventral abierta. El espacio situado entre las superficies ventrales íntimamente opuestas del carpelo, queda relleno por un fieltro

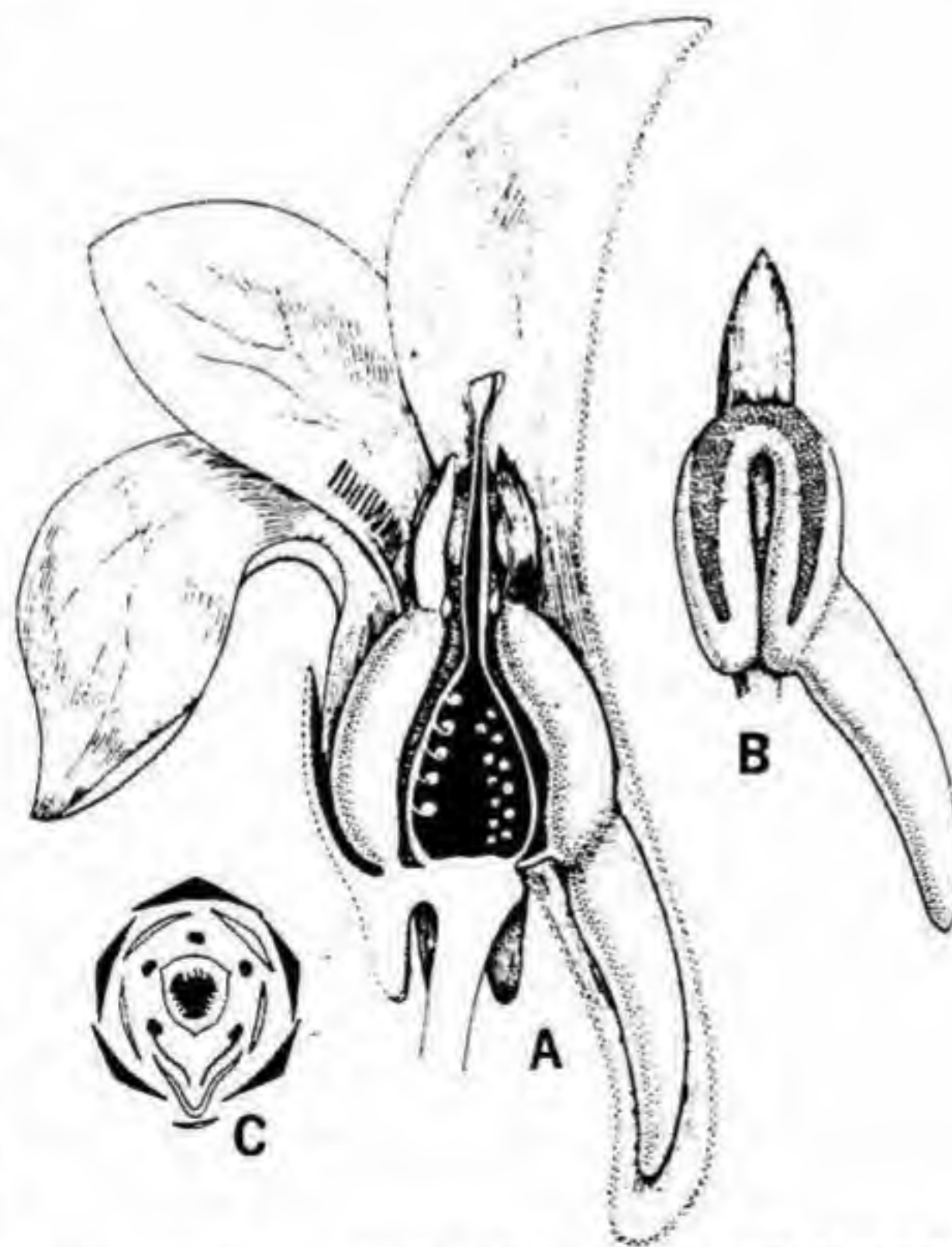


FIGURA 27-6 Flor de *Viola*, x 5: A, corte longitudinal medio donde pueden verse estambres con la parte basal del conectivo prolongada hacia el interior del espolón y transformada en nectario; B, estambre visto por la cara adaxial; C, diagrama floral. (Según Jones, con permiso de Blackie and Son, Ltd.)

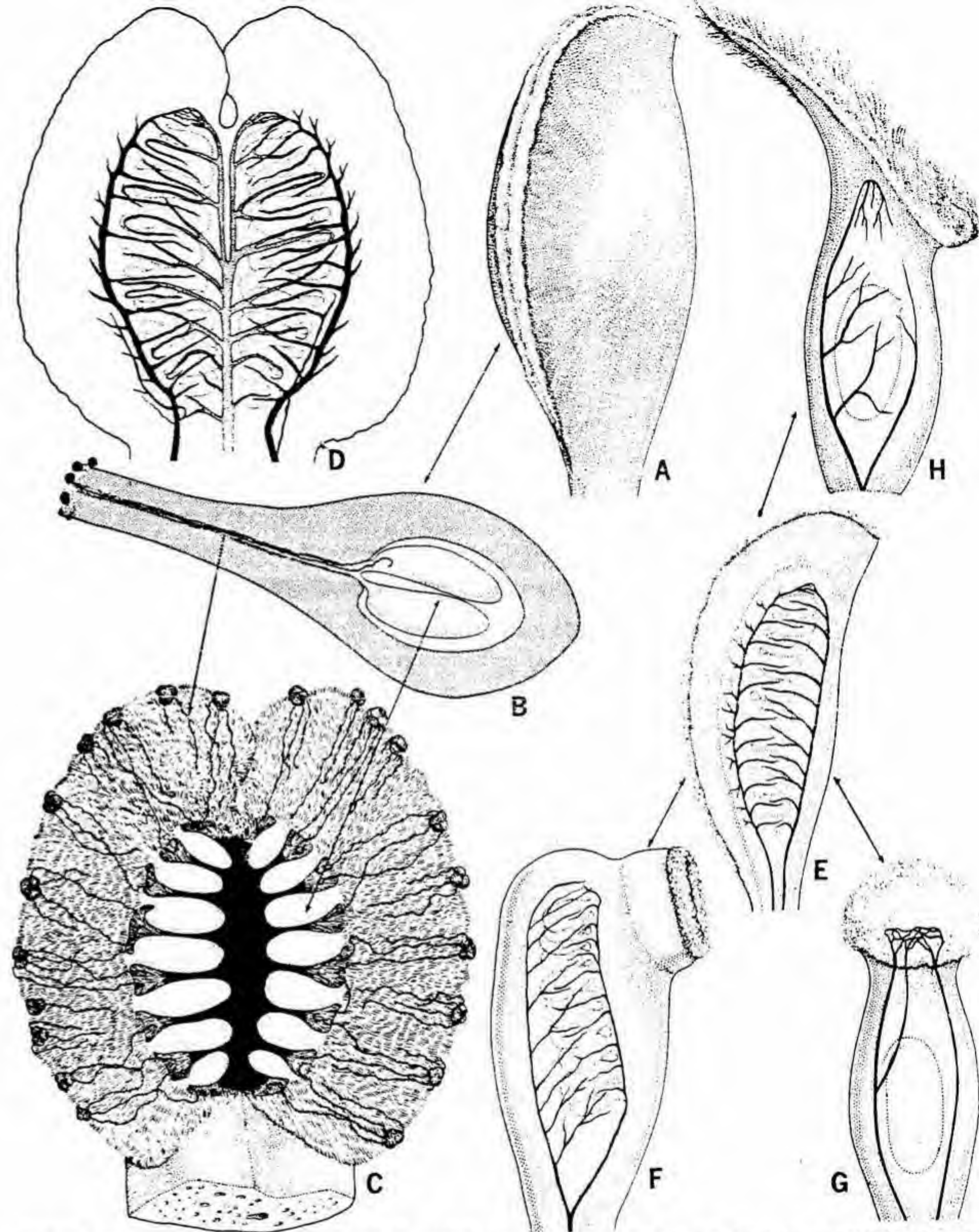


FIGURA 27-7 A-D, carpelos primitivos: A, vista lateral, mostrando las crestas estigmáticas emparejadas; B, corte transversal, mostrando granos de polen y la penetración del tubo polínico; C, láminas desdobladas, donde puede verse la placentación, la distribución de los pelos glandulares y el trayecto de los tubos polínicos; D, lámina desdoblada y aclarada, donde puede verse la vascularización. E-H, tendencias en la modificación de los carpelos primitivos. E, forma primitiva de carpelo, conduplicado; F, cierres lateral y terminal, con crestas estigmáticas limitadas a la protuberancia formada por la parte no soldada; G, carpelo soldado lateralmente y con estigma capitado; H, carpelo soldado lateralmente con cresta estigmática extendida y terminal. (Según Bailey y Swamy, con permiso del *American Journal of Botany*; y adaptado de W. Bailey y B. G. L. Swamy, "The Conduplicate Carpel of Dicotyledons and Its Initial Trends of Specialization," en *Contributions to Plant Anatomy*, de Irving W. Bailey, 1954, The Ronald Press Company, Nueva York.)

debido al desarrollo de estos pelos. Los granos de polen quedan retenidos por los pelos glandulares externos, y los tubos polínicos crecen hacia el interior entre los pelos, dirigiéndose hacia los óvulos. En otra sección del género *Drimys*, las superficies ventrales opuestas en el carpelo están en parte o incluso completamente desarrolladas, excepto hacia el ápice del carpelo. Las crestas estigmáticas apareadas, muy reducidas, están limitadas a la parte no soldada. En un género próximo, *Zygogynum*, la parte dorsal se conserva corta y la parte ventral crece sobrepasando la dorsal y arrastrando la cresta estigmática por encima de la parte dorsal. Sin embargo, el tipo ventral es probablemente el más primitivo.

El gineceo puede estar constituido por uno o más carpelos libres (apocárpico), o por dos o más carpelos soldados (sincárpico). Como señalábamos más arriba, los óvulos están implantados en la superficie adaxial del carpelo. Su disposición se denomina placentación; el tejido a partir del cual se desarrollan los óvulos, con frecuencia más o menos desarrollado y engrosado es la placenta. El tipo de placenta primitivo es probablemente el que presentan los géneros *Degeneria* y *Drimys*, que tienen únicamente rebordes placentarios poco desarrollados. En los géneros más evolucionados, la placenta puede ser grande y compleja por su estructura y por su forma. Los carpelos libres presentan generalmente dos tipos de placentación: las más veces los óvulos se disponen en filas cerca de los bordes de los carpelos (placentación submarginal); pero en unos pocos casos los óvulos se encuentran dispuestos irregularmente sobre la superficie de la lámina (placentación laminar). Existen pruebas a favor de que el tipo laminar es el primitivo y de que probablemente se encuentra solamente en familias que se consideran de forma general como primitivas, por ejemplo, nimfeáceas, cabombáceas, butomáceas y lardizabaláceas. Ciertas familias presentan una progresión fenética en la cual el número de óvulos se va reduciendo en los géneros más evolucionados.

La sincarpia es una característica común que va asociada con la especialización del gineceo. Se acepta de forma general que la sincarpia ha aparecido de forma independiente en muchos táxones no relacionados entre sí, e incluso, dentro de un solo género, puede encontrarse una cierta variación en el grado de la soldadura. Normalmente los carpelos se sueldan por fusión de la superficie dorsal de las láminas plegadas o enrolladas y, con mucha menos frecuencia, lo hacen por el margen ventral (fig. 27-8). Donde la soldadura tiene lugar

siguiendo toda la longitud de los carpelos, en ella pueden intervenir los ovarios, los estilos y los estigmas; si la fusión se realiza solamente en la parte basal del carpelo, los estilos y los estigmas pueden ser libres. Cuando son cerrados o prácticamente cerrados, los carpelos están soldados lateralmente y los óvulos son submarginales. Las placentas llegan a aproximarse íntimamente al centro vertical del gineceo. Esta es la **placentación axial**, que se considera como un tipo primitivo de los gineceos sincárpico, a partir del cual se habría desarrollado la placentación central y algunos tipos de **placentación basal**. Con toda probabilidad la **placentación parietal** tuvo un origen distinto. En un gineceo sincárpico y unilocular con placentación parietal, los óvulos aparecen en filas longitudinales, implantados sobre la pared de la cavidad (fig. 27-9).

La **placentación central libre** se realiza cuando los óvulos están implantados sobre una columna central en un ovario unilocular y sincárpico, libres respecto de las paredes del carpelo. Los estudios ontogenéticos de ciertos géneros de las portulacáceas y de las cariofiláceas ponen de manifiesto que durante el desarrollo de la flor la placentación axial se transforma en placentación central libre por desintegración de las paredes laterales del carpelo. Un tipo más evolucionado se encuentra en algunas primuláceas, en las cuales existe una placentación central libre congénita.

El último tipo de placentación que vamos a estudiar es el basal, en la cual los óvulos se desarrollan sobre la base del lóculo. En la mayoría de los casos deriva de la placentación central libre, por reducción del tamaño de las placentas soldadas y por disminución del número de los óvulos. Puede provenir también de la placentación axial, como ocurre en las fagáceas. La serie de plantas de la familia de las droseráceas, *Drosera-Drosophyllum-Dionaea*, se inicia con placentación parietal y termina con placentación basal, con *Drosophyllum* como caso intermedio. Los tipos de placentación enunciados y sus supuestas relaciones evolutivas pueden verse en la figura 27-9.

Los fitomorfólogos del siglo pasado dedicaron probablemente más atención a la morfología del ovario ínfero que a ninguno de los demás problemas. Douglas resume las muchas teorías que se han formulado, y Eames estudia en detalle las dos teorías que gozan del máximo número de adeptos: la apendicular y la axial. En la teoría apendicular, se considera que los verticilos exteriores de la flor son concrecentes alrededor del

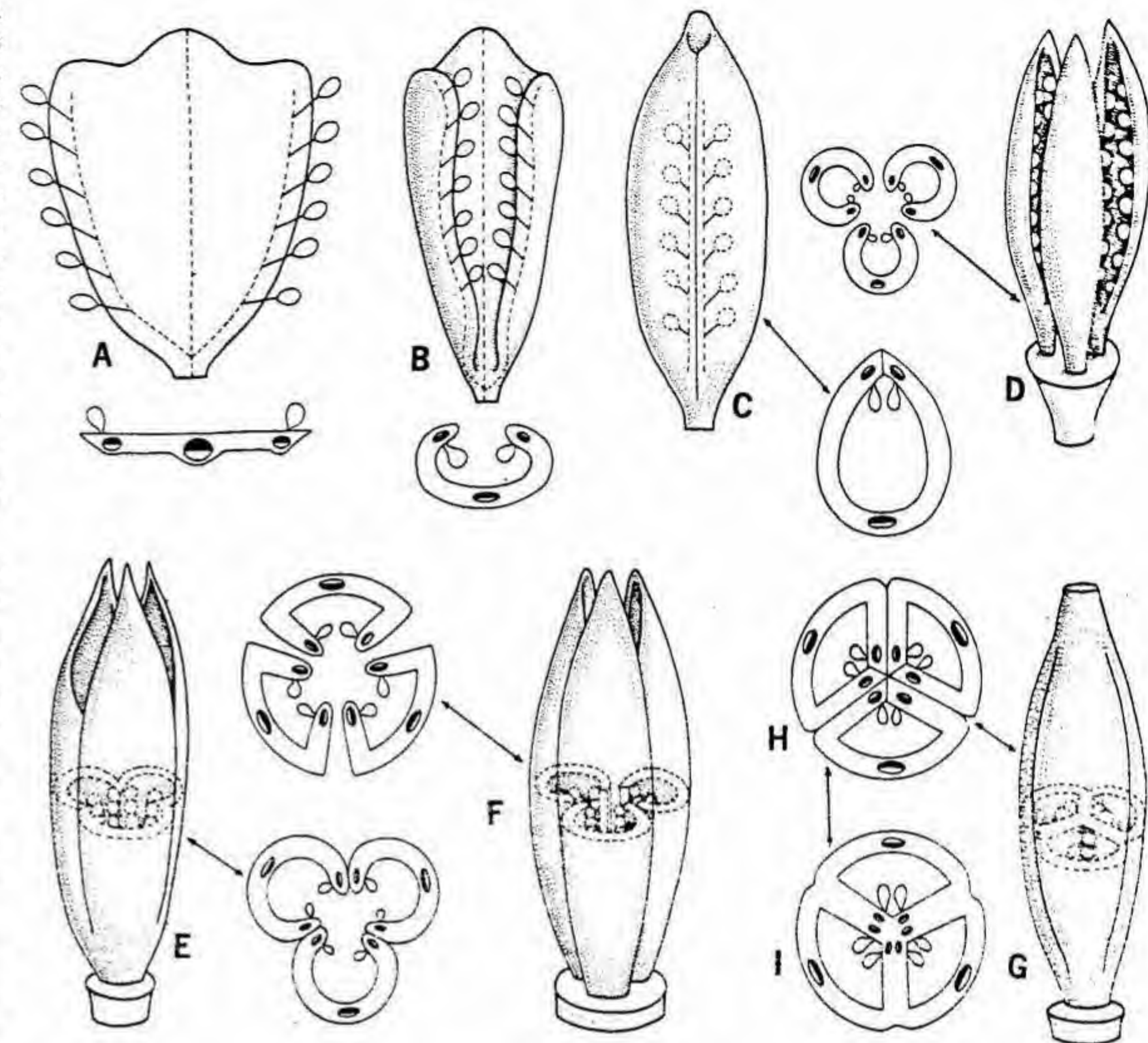
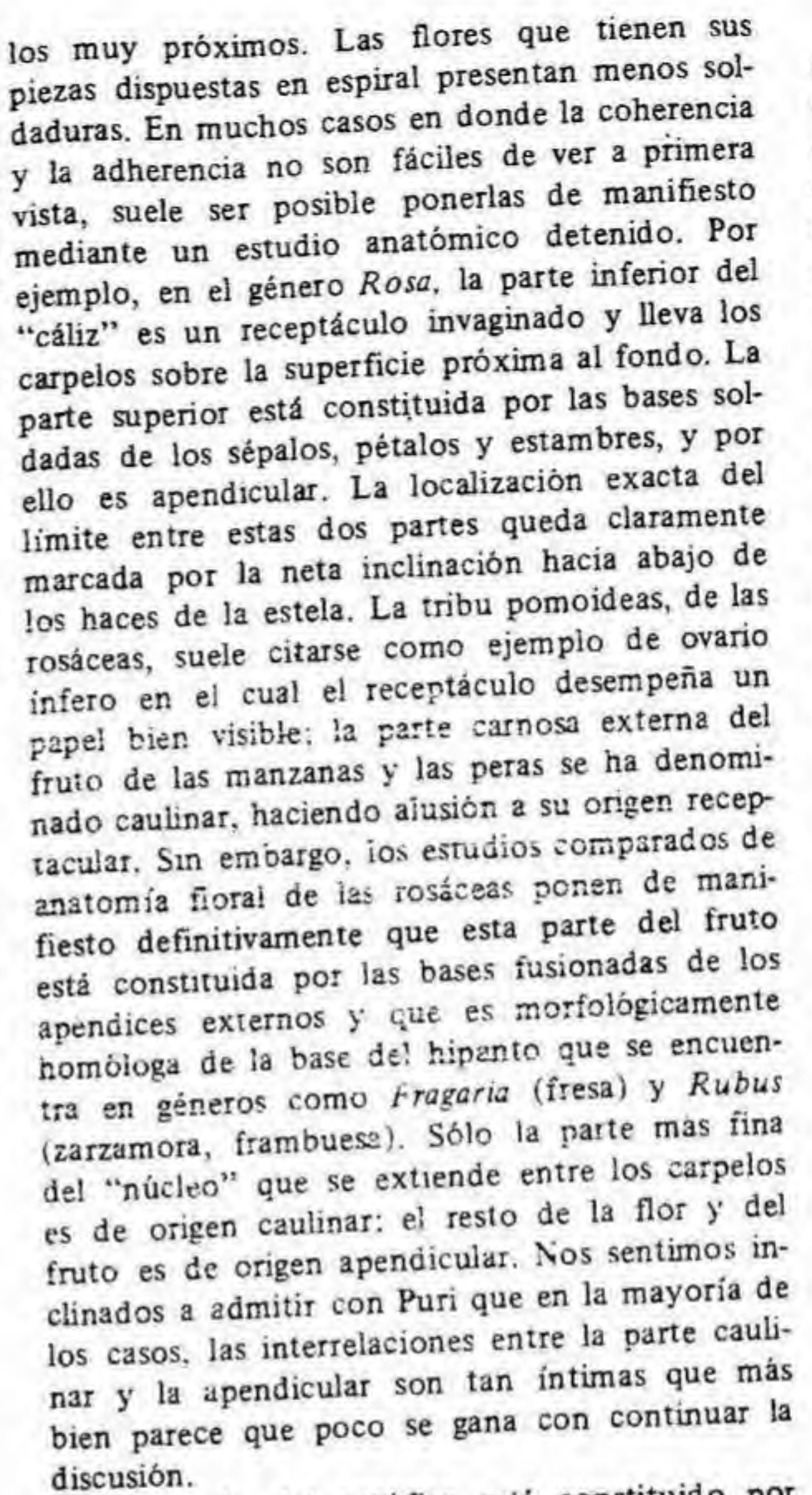


FIGURA 27-8 Evolución hipotética del ovario simple y del ovario compuesto (los haces vasculares figuran con el xilema en negro): A, carpelo trilobulado con óvulos submarginales; B, el mismo, algo involuto; C, ovario simple derivado de D por interiorización de los óvulos y soldadura de los bordes ventrales; D, eje floral con tres carpelos involutos y abiertos; E, ovario compuesto derivado de D por soldadura de los bordes de los carpelos contiguos; F, eje floral con tres carpelos abiertos, con sus bordes contiguos más o menos paralelos; G, ovario compuesto derivado a partir de F por soldadura de los bordes y márgenes contiguos; H, corte transversal de G (hipotético); I, corte transversal de G (real). (Según Lawrence, *Taxonomy of Vascular Plants*, utilizado con permiso del editor, Copyright 1951 de The Macmillan Company.)

ovario y soldados a él. La teoría axial supone que el conjunto del ovario ínfero está constituido por tejido receptacular que sostiene los óvulos, y que las paredes de los carpelos están reducidas a un recubrimiento estéril que comprende poco más que los estilos y los estigmas. La teoría apendicular parece merecer el favor de la mayoría de los botánicos norteamericanos, al ofrecer una mejor interpretación a la mayoría de los casos de ovario ínfero, mientras que la teoría

axial tiene una gran mayoría de adeptos en las demás partes del mundo.

En apoyo de la teoría apendicular debe señalarse que existe una tendencia ontogenética general hacia la fusión entre las partes florales que están íntimamente próximas, tanto en el sentido horizontal como en el sentido vertical. A ella se debe tanto la conexión como la adhesión que con tanta frecuencia se presenta en flores en donde las partes florales se desarrollan en vertici-



El óvulo del antófito está constituido por una masa central de células arquespóricas, la mayoría de las cuales son estériles, mientras una o más actúan como células madres de la ginóspora. La ginóspora funcional está rodeada por uno o, con mayor frecuencia, por dos integumentos. Está sostenida por un pedúnculo basal, el funículo, que parte de la placenta. La masa central de células consta de una parte distal, la nucela, y una parte basal, la cálaza (fig. 27-10). El primordio del óvulo se forma a partir de la placenta, tomando al principio aspecto de protuberancia cónica con un ápice redondeado.

ovario; Lb, corte transversal del ovario (compárese la orientación invertida que aparece en H (la retención de los haces en Lb se observa en H); M, ovario compuesto con placentación de La; N, ovario compuesto con un solo óvulo basal, o *Taxonomy of Vascular Plants*, utilizado con permiso del editor).

Se distinguen varios tipos de óvulos, basándose en variaciones de la forma general y de la posición del micrópilo. En lo fundamental todos los óvulos son muy parecidos y son probablemente modificaciones evolutivas de un tipo básico, y entre ellos se encuentran formas de transición. El óvulo se denomina **ortótropo** cuando es recto y perpendicular a la placenta, con el micrópilo distal y el funículo corto o ausente. Si el óvulo está completamente invertido, de forma que el micrópilo queda frente a la placenta, se dice que es **anátropo**; en estos casos el óvulo está normalmente aplicado o soldado al funículo. Otros nombres se aplican a los tipos intermedios (fig. 27-11).

El progresivo conocimiento de las gimnospermas, y en especial de las pteridospermas, ha

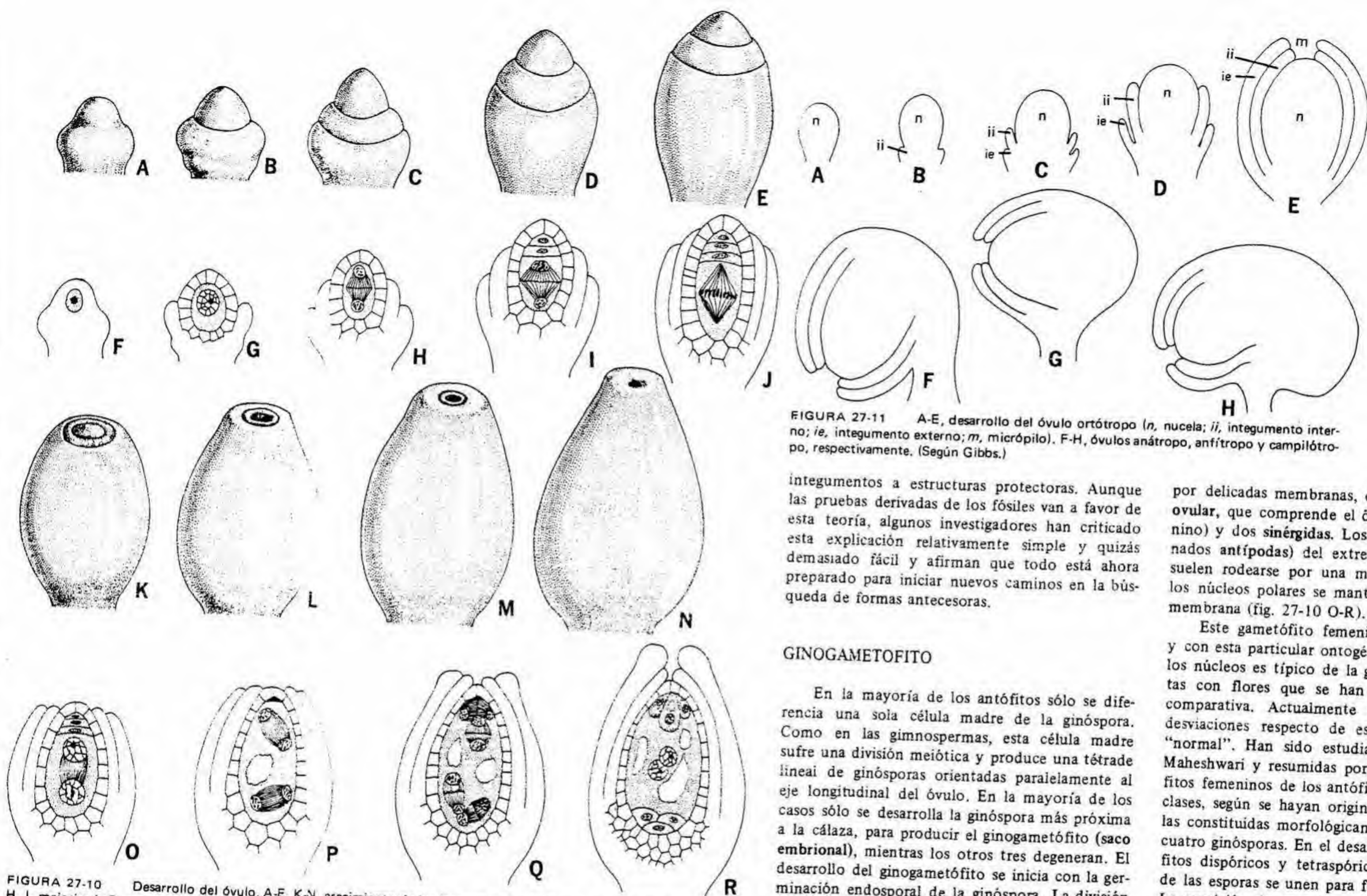


FIGURA 27-10 Desarrollo del óvulo. A-E, K-N, crecimiento de los integumentos; F, G, célula madre de la ginóspora; H, I, meiosis; J, O, tres ginósporas degenerando, el núcleo de la cuarta entra en división; P-R, desarrollo del gametófito femenino (en el extremo micropilar, dos sinérgidas y un núcleo ovular; en el extremo calácico, tres células antípodas; en el centro, dos núcleos polares que se fusionan para formar el núcleo primario del endosperma). (Según Brown.)

conducido a los fitomorfólogos del siglo XX lejos de dar exclusiva importancia al carpelo y ha dirigido su atención hacia las fases mucho más tempranas de la evolución. Esto ha conferido una

importancia adicional a la cuarta teoría o teoría *sui generis*, en la cual el óvulo se considera esencialmente un ginosporangio, en el cual la nucela corresponde a la pared del esporangio y los

FIGURA 27-11 A-E, desarrollo del óvulo ortótropo (n, nucela; ii, integumento interno; ie, integumento externo; m, micrópilo). F-H, óvulos anátropo, anfítropo y campilótropo, respectivamente. (Según Gibbs.)

integumentos a estructuras protectoras. Aunque las pruebas derivadas de los fósiles van a favor de esta teoría, algunos investigadores han criticado esta explicación relativamente simple y quizás demasiado fácil y afirman que todo está ahora preparado para iniciar nuevos caminos en la búsqueda de formas antecesoras.

GINOGAMETOFITO

En la mayoría de los antófitos sólo se diferencia una sola célula madre de la ginóspora. Como en las gimnospermas, esta célula madre sufre una división meiótica y produce una tétrade lineal de ginósporas orientadas paralelamente al eje longitudinal del óvulo. En la mayoría de los casos sólo se desarrolla la ginóspora más próxima a la cálaza, para producir el ginogametófito (saco embrional), mientras los otros tres degeneran. El desarrollo del ginogametófito se inicia con la germinación endosporal de la ginóspora. La división mitótica del núcleo de la ginóspora es seguida por dos divisiones simultáneas de los núcleos hijos, con lo que producen ocho núcleos libres dentro de la pared de la ginóspora, ahora más o menos dilatada. De estos ocho núcleos, tres se encuentran en el extremo micropilar, tres en el extremo calácico y los dos restantes (denominados núcleos polares) emigran al centro del gametófito. Los tres núcleos micropilares, rodeados

por delicadas membranas, constituyen el aparato ovular, que comprende el óvulo (el gameto femenino) y dos sinérgidas. Los tres núcleos (denominados antípodas) del extremo calácico, también suelen rodearse por una membrana. En cambio, los núcleos polares se mantienen desprovistos de membrana (fig. 27-10 O-R).

Este gametófito femenino con ocho núcleos y con esta particular ontogénesis y disposición de los núcleos es típico de la gran mayoría de plantas con flores que se han estudiado en forma comparativa. Actualmente se conocen muchas desviaciones respecto de este tipo denominado "normal". Han sido estudiadas con detalle por Maheshwari y resumidas por Eames. Los gametófitos femeninos de los antófitos pertenecen a tres clases, según se hayan originado a partir de células constituidas morfológicamente por una, dos o cuatro ginósporas. En el desarrollo de los gametófitos dispóricos y tetraspóricos, los protoplastos de las esporas se unen para formar el gametófito. La aparición de un solo gametófito formado por el crecimiento conjunto de dos o cuatro esporas es un acontecimiento evolutivo extremadamente interesante, que probablemente es exclusivo de los antófitos. Como señala Eames: "Esto implica la existencia, en algunos táxones, de gametófitos constituidos esencialmente por dos o cuatro individuos, una especialización del gametófito tan grande como cualquiera de las del esporófito..." Esto significa que en estos casos el gametófito es

en realidad una colonia altamente integrada, constituida por hasta cuatro individuos y dos genotipos.

Maheshwari reconoce tres tipos de gametofito basándose en el número de divisiones nucleares que se realizan para pasar de la célula madre de la ginóspora al gametofito maduro, y sobre el número y disposición de los núcleos del gametofito. Las características diferenciales pueden observarse mejor en el cuadro esquemático, reproducido de Maheshwari (fig. 27-12). Cada uno de los tipos ha recibido el nombre del género en el cual fue descrito con claridad por primera vez. El número de antípodas varía desde cero, en el tipo *Oenothera*, hasta 11, en el tipo *Drusa*; el núcleo central varía desde el tipo haploide, en *Oenothera*, hasta octoploide en *Peperomia*; y el aparato ovular tiene un solo núcleo en *Plumbagella*, a diferencia de los tres núcleos que corresponden a lo normal. En los tipos *Plumbagella*, *Plumbago* y *Adoxa*, el núcleo del gameto femenino (óvulo) se reproduce por simple división de una meióspora —y a esto se reduce la ontogénesis de la generación gametofítica en cada caso. Para encontrar una situación paralela en el reino vegetal hay que retroceder hasta las fucales (feófitos, véase cap. 11), en donde se repite en *Fucus*, con ocho óvulos. En los animales, en una fase evolutiva extremadamente primitiva este tipo de ciclo vital debió establecerse como una característica relativamente invariable de todos los filums. En las plantas, la reducción extrema del gametofito culmina en la línea de los feófitos. De este modo, y al parecer de modo completamente independiente, esta reducción aparece en los antófitos después de una historia filogenética muy larga que comprende las fases morfológicas intermedias representadas por los briófitos y por todos los demás grupos vasculares.

ANDROGAMETOFITO

En los antófitos, lo típico es que las andrósporas se produzcan en gran número en los cuatro androsporangios (sacos polínicos) de la antera. En la mayoría de los casos, la meiosis de la célula madre de la andróspora tiene lugar en una fase precoz del desarrollo de la flor, incluso cuando el botón floral es aún muy pequeño. La meiosis es seguida por la germinación endosporal de la andróspora, hasta una fase de una o dos divisiones, a continuación de la cual el androgametofito inmaduro entra en reposo hasta que se

dispersa en forma de grano de polen. Como en otras plantas con semillas, el grano de polen es un androgametofito inmaduro constituido por la pared de la andróspora y por una, dos o tres células: o núcleos, si las paredes celulares no llegan a formarse en su interior. La polinización, el transporte de polen desde la antera hasta un estigma, será estudiado más tarde.

Las tétrades de granos de polen presentan varios tipos de agregación que provocan diferencias en el tamaño y en ciertas características de la superficie de cada grano. Una muestra de esta variedad de tamaños, formas y ornamentación de la pared externa (la exina) puede verse en la figura 27-13. En cuanto a la forma, los granos de polen suelen ser globulosos, elipsoidales o fusiformes. Corresponden a dos tipos básicos: **porado** y **colpado**. Los granos porados tienen de uno a muchos poros en la exina, mientras que los granos colpados tienen de uno a varios **colpos** sobre la exina, dirigidos de polo a polo. Muchos de los granos de polen de angiospermas tienen a la vez colpos y poros y se denominan **colporados**.

El tipo de grano de polen monocolpado parece corresponder al primitivo. Presenta un solo colpo en el extremo distal, es decir, en la cara más alejada del punto de contacto del grano con la tétrade. Los granos monocolpados son característicos de las monocotiledóneas, de la mayoría de las ranales (como las winteráceas, magnoliáceas, calicantáceas, lauráceas), y de unas pocas otras familias de otros órdenes. En lo esencial, el mismo tipo se encuentra también en las cicadales, bennettitales y pteridospermas (véase fig. 23-13 E, pág. 477).

Los caracteres distintivos de los granos de polen son el número y la posición de los surcos y la naturaleza y dibujo de la ornamentación. Estas características suministran también importantes criterios diagnósticos para la identificación de los granos de polen. Afortunadamente, gracias a la presencia de una sustancia semejante a la cutina, muy resistente a la descomposición, la exina se conserva en la turba, en rocas sedimentarias y especialmente en el carbón y pizarras bituminosas de todas las edades. El estudio de tales microfósiles y de las esporas y polen actuales es objeto de una ciencia relativamente nueva, la **palinología**. Los resultados de los estudios palinológicos están arrojando mucha luz sobre las interrelaciones filogenéticas, así como sobre las condiciones climáticas de los tiempos pasados.

Cuando los granos de polen llegan a un estigma compatible, germinan, desarrollando un tubo

Tipo	Ginosporogénesis			Ginogametogénesis			
	Célula madre de la ginóspora	División I	División II	División III	División IV	División V	Gametofito femenino maduro
Monospórico octonucleado. Tipo <i>Polygonum</i>							
Monospórico tetranucleado. Tipo <i>Oenothera</i>							
Bispórico octonucleado. Tipo <i>Allium</i>							
Tetraspórico con 16 núcleos. Tipo <i>Peperomia</i>							
Tetraspórica con 16 núcleos. Tipo <i>Penaea</i>							
Tetraspórico con 16 núcleos. Tipo <i>Drusa</i>							
Tetraspórico octonucleado. Tipo <i>Fritillaria</i>							
Tetraspórico octonucleado. Tipo <i>Plumbagella</i>							
Tetraspórico octonucleado. Tipo <i>Plumbago</i>							
Tetraspórico octonucleado. Tipo <i>Adoxa</i>							

FIGURA 27-12 Tipos más importantes de gametofitos femeninos de las angiospermas. (Según Maheshwari.)

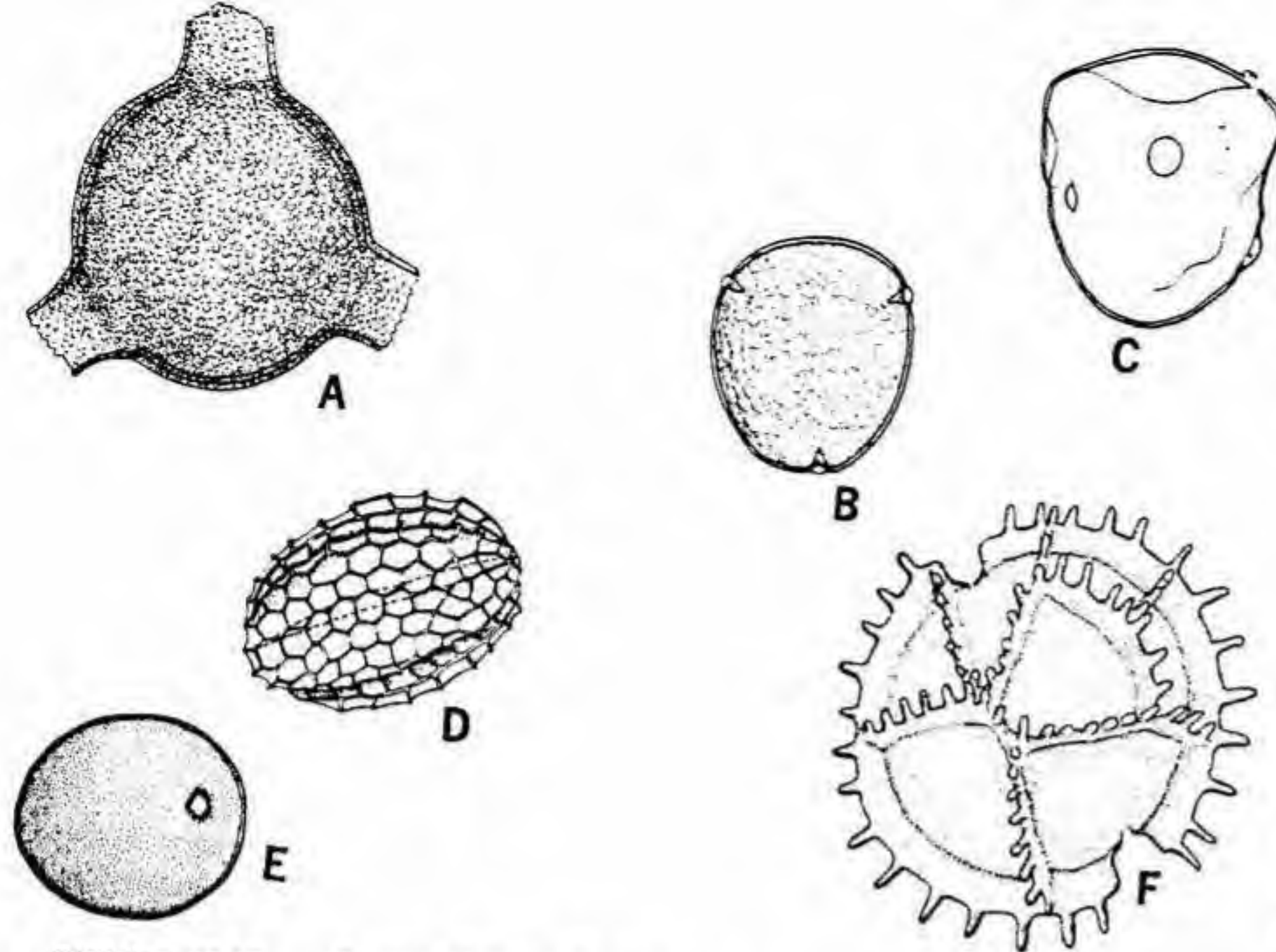


FIGURA 27-13 Granos de polen de angiospermas: A, *Epilobium angustifolium* (onagraceas), con tres largos poros correspondientes a evaginaciones de la ectexina (obsérvese que la endexina forma una capa bajo la ectexina, pero se interrumpe en los poros), X 400; B, *Fagus silvatica* (fagáceas), tricolporado y con exina escabrosa de unas 2,5 micras de espesor, X 600; C, *Carex* sp. (ciperáceas), con pared lisa y provista de un gran poro central y dos poros laterales poco marcados, X 800; D, *Salix sitchensis* (salicáceas), tricolpado, con un retículo fino pero bien definido; su tubo polínico se origina por evaginación de la intina; las gramíneas la presencia de un solo poro, recubierto por un opérculo, que normalmente se desprende durante la preparación de los granos para su examen microscópico, X 500; E, *Bromus inermis* (gramíneas), es característico del polen de las gramíneas la presencia de un solo poro, recubierto por un opérculo, que normalmente se desprende durante la preparación de los granos para su examen microscópico, X 500; F, *Taraxacum* sp. (compuestas), tricolpado, con complejas costillas ramificadas provistas de relieves equinados sobre las crestas (las costillas delimitan lagunas cuyo fondo está formado por exina muy delgada; las costillas que la rodean limitan la posible abertura a los colpos en forma de poros, X 1200).

polínico. Este tubo empieza siendo una simple extensión de la pared interna (intina) del grano, que se hincha saliendo a través de una abertura germinal. Sin embargo, el tubo adquiere pronto un crecimiento independiente. El contenido del grano, y con él los núcleos, pasa al interior del tubo. El núcleo vegetativo, denominado ahora núcleo del tubo, se coloca en posición apical. Con frecuencia el tubo polínico contiene glóbulos lipídicos o granos de almidón que probablemente subvienen a parte de las necesidades tróficas del tubo polínico en desarrollo. Los granos de almidón son digeridos en forma gradual, y acaban pasando a sustancias solubles.

En la mayoría de los casos estudiados, la germinación de los granos de polen tiene lugar muy poco después de su llegada al estigma. El tubo penetra en el tejido de éste, recorre el estilo y acaba penetrando a través de una de las placen-

tas hasta llegar a la cavidad del ovario. Una vez en ella, puede recorrer un cierto tramo aéreo hasta llegar al micrópilo de uno de los óvulos; en otros casos, crece en la superficie de la placenta, sigue por el funículo y los integumentos y llega al micrópilo. No se sabe qué es lo que dirige el camino del tubo polínico. En general, se considera que el tubo es quimiotáctico, y la sustancia atractiva se denomina factor del tubo polínico. Tal como se ha postulado en una ocasión, es posible que el crecimiento esté dirigido por inhibidores relativamente específicos.

En ocasiones, cuando los granos de polen se dispersan —aunque normalmente ocurre ya antes de este momento— el núcleo de la meióspora se divide dando un núcleo generativo y un núcleo vegetativo (que se denominará más tarde núcleo del tubo). En otros casos, el núcleo generativo vuelve a dividirse antes de la dispersión del polen,

para formar dos núcleos-gameto masculinos, y de este modo el grano de polen es dispersado en fase trinucleada. Tanto en un caso como en otro, dos núcleos-gameto se encuentran en el ápice del tubo polínico cuando éste alcanza las proximidades del aparato ovular. La fecundación que se produce a continuación es exclusiva de los antófitos. Uno de los núcleos masculinos se fusiona con el núcleo que actúa como óvulo, formando un cigoto, a partir del cual se desarrollará el embrión de la planta. El otro núcleo masculino se fusiona con los núcleos de fusión situados en el centro (constituidos por los dos núcleos polares), produciendo los núcleos del endosperma primario, a partir de los cuales se formará la reserva alimenticia celular denominada endosperma. Este tipo especial de fecundación en el cual intervienen los dos núcleos gaméticos se denomina **fecundación doble**. La embriología vegetal quedó durante un largo tiempo relegada a un segundo plano por otros estudios botánicos que parecían poder arrojar más luz sobre problemas de evolución y de filogenia. Parecían haber pocas probabilidades de que la embriología pudiera aportar una contribución importante a la historia de la evolución vegetal, tan notablemente como lo había hecho con la de los vertebrados. Sin embargo, en el último medio siglo la embriología vegetal ha empezado a ocupar el papel que le correspondía. Numerosos investigadores han puesto de manifiesto que no es posible hablar de un embrión "típico" de dicotiledónea o de monocotiledónea. Existe demasiada diversidad en la ontogénesis e incluso en el tipo básico de desarrollo. Maheshwari y Johansen resumen el inmenso acopio de información comparada de que se dispone actualmente, y sus escritos pueden ser consultados si se desean más detalles que los que pueden incluirse aquí. Johansen reconoce seis tipos de desarrollo embrionario y ha dividido aún cada tipo principal en un cierto número de variaciones. Sin embargo, en prácticamente todos los casos, las diferencias se encuentran en las primeras fases ontogenéticas, es decir, en el proembrión. Es más, los diversos tipos embriológicos presentan muy poca relación con el grupo taxonómico, y por ello tienen en sí un valor muy limitado como criterio filogenético.

En las plantas con flores, como en muchas de las plantas inferiores (particularmente en los helechos), se producen a veces embriones sin mediar fecundación, a pesar de la presencia de un mecanismo normal para la reproducción sexual. El término **apomixis** se aplica a todos los tipos

de reproducción asexual que tienden a reemplazar los métodos sexuales o a actuar como sustituto de ellos. Quien esté interesado en conocer la importancia y numerosos métodos de desarrollo apomítico que se conocen en el reino vegetal puede consultar las revisiones monográficas y análisis de Gustafsson. La clasificación de la apomixis aceptada de forma general se basa en dos tipos principales: la reproducción vegetativa y la **agamospermia**. La primera se considera solamente como una apomixis cuando realiza el papel de una reproducción sexual, en total o en una parte considerable. En la agamospermia, los embriones y las semillas se forman asexualmente. Esto exige un cambio en la relación complementaria normal entre la singamia y la meiosis, puesto que estos dos procesos suelen estar entremezclados. A resultas de ello, el embrión es genéticamente idéntico al predecesor materno. El proceso más simple de agamospermia se denomina **embrionía adventicia**. Por ejemplo, en varias especies de *Citrus* pueden producirse directamente embriones a partir de tejido esporofítico diploide de la nucela o del integumento, al no desarrollarse la parte gametofítica. De ordinario un pequeño grupo de células se divide activamente y se abre camino hacia el interior del saco embrional, acabando por formar un verdadero embrión.

Los gametófitos diploides pueden producir embriones, ya sea **partenogenéticamente** (directamente a partir de un óvulo no fecundado) o **apogámicamente**, a partir de alguna otra célula. El primer método es el más común en las plantas con semillas, mientras que el último es el más común en los helechos. En el capítulo 1 aludíamos al tipo especial de ciclo nuclear en el cual la sindiploidía se realiza en los helechos a continuación de la apogamia. La apomixis puede ser debida a causas diversas, y puede ser facultativa u obligada en distintos grupos. En géneros como *Antennaria*, en donde es obligada, algunas especies tienen a la vez plantas productoras de polen y plantas productoras de óvulos, aunque las primeras no son funcionales; en otras, sólo se conocen plantas productoras de óvulos. Muchas de las mayores familias de antófitos comprenden géneros y especies que se reproducen por apomixis. Dentro de las compuestas (además de *Antennaria*) *Hieracium* y *Taraxacum* constituyen ejemplos clásicos; en las rosáceas, *Prunus*, *Sorbus*, *Rubus* y *Crataegus*; y en las gramíneas, *Poa* y *Calamagrostis*.

Las causas de esterilidad sexual en los antófitos son tan numerosas y variadas que no puede

formularse una teoría sencilla que explique el origen de la apomixis. Ha quedado bien establecido que existe una fuerte relación entre la poliploidía y la apomixis, y entre la apomixis y el tipo perenne, con el cual está también correlacionada la reproducción vegetativa. Sin embargo, no todos los vegetales apomícticos son poliploides, y viceversa, no todos los poliploides son perennes.

SEMILLAS Y FRUTOS

Como ocurre con muchos otros términos morfológicos de amplia aplicación, el término semilla es difícil de definir. Sin embargo, existen ciertas características ligadas a las semillas, sean estas de gimnospermas, de monocotiledóneas o de dicotiledóneas por su origen. Una semilla es un óvulo maduro que contiene una planta embrionaria cuyo desarrollo se ha detenido generalmente por espacio de un cierto período de tiempo; y que puede ir o no acompañada de una reserva alimenticia. Mientras esta definición se adapta a la gran mayoría de los casos, existen excepciones que difieren en distinto grado. En los cicadófitos y en *Ginkgo* puede no haberse formado embrión en el momento en que las semillas están "maduras" y se dispersan, pues en realidad es frecuente que la fecundación se realice cuando el óvulo se encuentra ya en el suelo. En el otro extremo de la escala evolutiva, las orquídeas tienen semillas que indudablemente carecen de embrión diferenciado en el momento en que se dispersan. Mientras que, en general, antes de la germinación se atraviesa un período de reposo, existe una gran variación en la duración de tal período. Las semillas del álamo (*Populus*) germinan inmediatamente después de haber caído, y ciertos géneros tropicales (*Myristica*, *Durio*) también carecen de período de reposo; el verdadero tipo vivíparo se encuentra en plantas de manglar como *Rhizophora*, *Bruguiera* y *Avicennia*.

Las semillas con endosperma se denominan albuminosas, mientras que las que carecen de él son exalbuminosas. En las semillas albuminosas el embrión es frecuentemente pequeño e indiferenciado, como en la mayoría de las semillas de las ranales; éste es quizás el tipo primitivo entre los antófitos. Las monocotiledóneas tienen normalmente semillas albuminosas con un endosperma de volumen muy superior al del embrión. Las semillas exalbuminosas se encuentran en muchas familias, como en las aceráceas, crucíferas, gera-

niáceas, cucurbitáceas y compuestas; otras familias tienen géneros con endosperma y otras sin él, como las aráceas, rosáceas, papilionáceas y betuláceas. En el endosperma se almacenan un cierto número de sustancias distintas, entre las cuales tenemos proteínas, grasas, aceite y almidón (el glúcido principal). En ausencia de endosperma, son los cotiledones los que suelen desempeñar los papeles de almacenaje y de nutrición; pero en algunos casos, como en la pacana (*Bertholletia excelsa*), estas funciones son realizadas por el hipocótilo.

El tamaño y el peso de las semillas varía ampliamente —desde las diminutas semillas de las orquídeas y algunas ericáceas, que parecen un polvo y pesan aproximadamente 0,001 mg, hasta las grandes semillas del *Coco-de-mer* (*Lodoicea*), el coco gigante de las Seychelles, que puede llegar a pesar hasta 20 kg. Las semillas varían también en los detalles de su estructura, aunque por regla general el revestimiento seminal o testa está formado por dos integumentos; el micrópilo puede verse en forma de una pequeña abertura en la testa, cerca del ápice de la radícula. Especialmente en los óvulos anátropos el punto de abscisión del funículo es bien visible en forma de una cicatriz, el hilo. Algunas semillas tienen revestimientos o apéndices carnosos de orígenes diversos, normalmente denominados arilos, un término morfológico bastante vago que designa cualquier parte carnosa externa de la semilla. El término se aplica a las proliferaciones de la cálaza o de los integumentos que rodean más o menos al óvulo, por ejemplo el funículo carnoso de las *Magnolias* y de algunas especies de *Acacia*. En general los arilos son propios de semillas tropicales, y son raros en plantas de las regiones templadas. Aunque la aparición de arilos es particularmente común entre las angiospermas primitivas, no pueden ser consideradas como indicativos de condiciones primitivas, debido a que estas proliferaciones carnosas se encuentran en tal variedad de familias, incluyendo gimnospermas, que pueden haber aparecido independientemente durante la evolución. En realidad, estas proliferaciones carnosas representan buenos ejemplos de la denominada "evolución paralela", un fenómeno muy extendido que origina estructuras parecidas en grupos de plantas sin ninguna relación entre ellos. Parece probable que los arilos constituyen una modificación ecológica relacionada con la diseminación.

La longevidad de las semillas es otro tema de interés tanto biológico como práctico. El tiempo que las semillas se mantienen viables varía desde

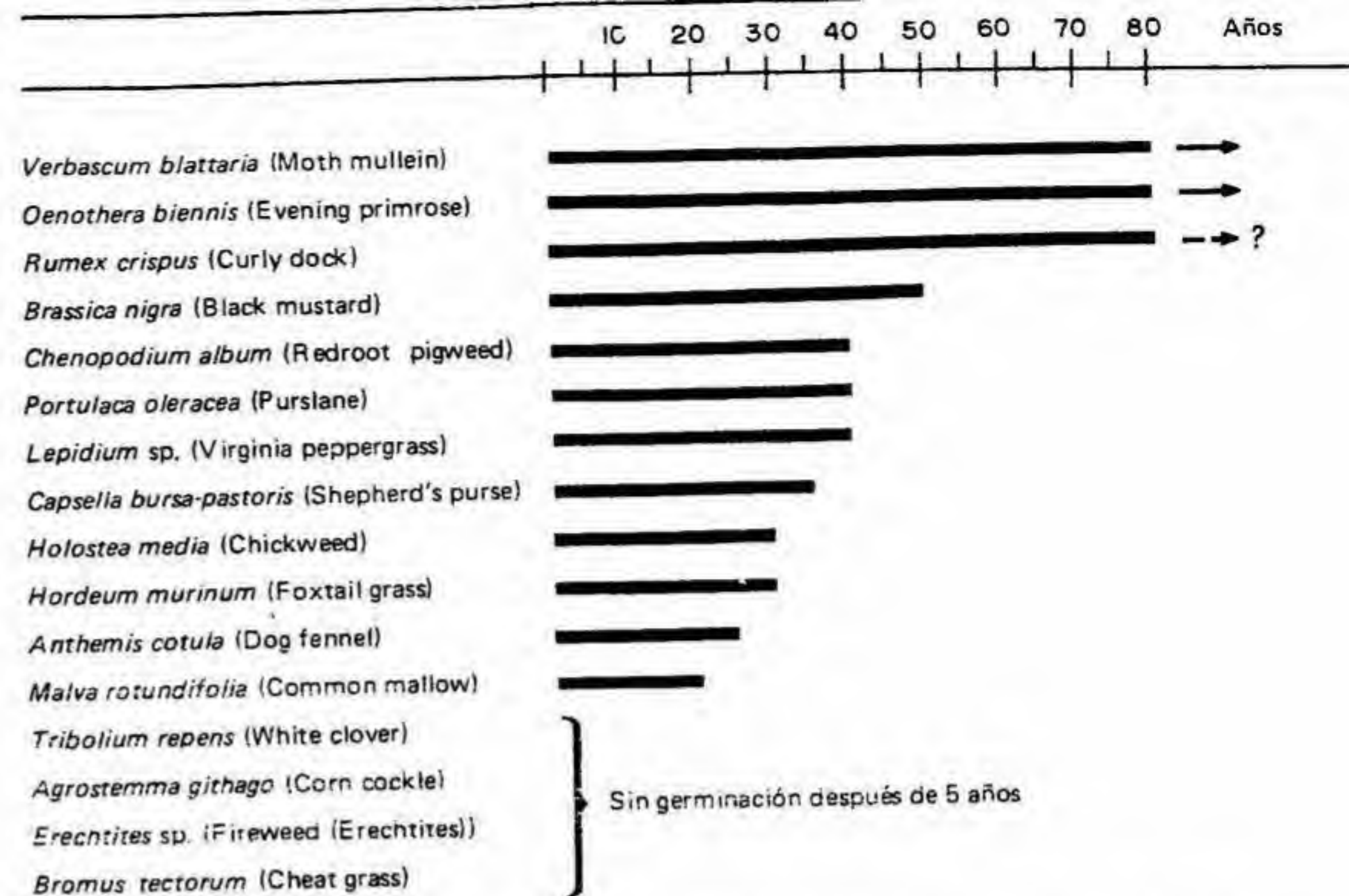


FIGURA 27-14 Longevidad de diversas semillas en el experimento de Beal. (Según Cronquist.)

un período muy breve en géneros como *Quercus*, *Acer*, *Populus*, *Salix*, *Citrus* y algunas gramíneas, hasta cientos de años en otros casos. Se han citado casos de semillas de *Nelumbo* y *Albizia julibrissen* que después de haberse conservado en el British Museum por espacio de 150 años germinaron al quedar humedecidas durante la "Batalla de Inglaterra". El récord parece corresponder al loto, *Nelumbo nucifera*. Un botánico japonés encontró semillas de esta especie en un depósito de turba del antiguo lecho de un lago de Manchuria. La datación por carbono radiactivo puso de manifiesto que esta semilla tenía unos 1000 años de antigüedad, aunque otras pruebas parecen indicar que su edad era superior. Cuando sus cubiertas seminales fueron atacadas a la lima para permitir la penetración del agua, se obtuvo una germinación del 100%. Una investigación orientada a determinar la diferente viabilidad de un cierto número de semillas de plantas comunes en Michigan fue iniciada en 1879 por el profesor Beal, de lo que era entonces el Michigan State College. Se mezclaron semillas de 20 especies con arena y se enterraron en el suelo dentro de botellas abiertas colocadas en posición invertida. Al principio se extraían muestras con intervalos de cinco años, para determinar la viabilidad. Des-

pues, estos intervalos se aumentaron a 10 años. Después de 80 años, tres de las especies presentaban todavía semillas viables. Los resultados del experimento se muestran gráficamente en la figura 27-14. El experimento está planificado para ser proseguido durante 160 años.

Además de su funcionamiento como estructuras reproductoras, las semillas presentan una adaptación muy considerable al medio ambiente. Por ejemplo, Went estudia con cierto detalle la adaptación de las semillas de ciertas especies a las condiciones desérticas. Describe tres grupos de plantas anuales: anuales de invierno, anuales de verano y un grupo intermedio. La germinación en cada uno de los grupos exige una cierta lluvia, pero en realidad es puesta en marcha por la temperatura; las anuales de verano sólo germinarán entre 26 y 30°C, mientras que las anuales de invierno se mantienen en reposo a estas temperaturas, pero germinan a 10°C. Además, observaciones realizadas en la naturaleza ponen de manifiesto que la germinación de semillas de ciertas plantas desérticas no está relacionada con la humedad en sí, sino con una cierta cantidad y duración de la lluvia. Went describe un cierto número de mecanismos distintos que se han desarrollado por evolución, para permitir la germinación sólo

RELACIÓN DE PESOS MEDIOS (EN GRAMOS) DE SEMILLAS
DE ESPECIES CORRESPONDIENTES A DIVERSOS TIPOS DE HABITAT*

Especie de hábitat descubierto	Especies de hábitat semicubierto o cubierto, pero no sombrío	Especies de pradera	Plantas herbáceas de Scrub y de borde de bosque	Especies de sombras	Arbustos	Arboles
Semillas 70 especies 0,00119	22 especies 0,002214	8 especies 0,0049	32 especies 0,004438	27 especies 0,013686	21 especies 0,0937	—
Frutos 30 especies 0,001629	16 especies 0,00224	—	15 especies 0,003385	6 especies 0,00505	3 especies 0,0107	20 especies 0,6534
Gramíneas 7 especies 0,00246	13 especies 0,000814	—	3 especies 0,002892	3 especies 0,002602	—	—
Todos los propágulos 98 especies 0,001315	51 especies 0,001862	—	50 especies 0,004029	36 especies 0,011323	24 especies 0,085435	20 especies 0,6534

Relación entre los valores medios (considerando como unidad el de las especies de hábitat descubierto)

Semillas	1:	1,86	:	4,1	:	3,7	:	11,5	:	80	:	—
Todos los propágulos	1:	1,41	:	—	:	3,06	:	8,6	:	64,9	:	496

*Según Salisbury, con permiso de G. Bell and Sons, Ltd.

en el caso de que las condiciones ecológicas sean muy favorables. El primer grupo de semillas citado por Went (de *Euphorbia* spp. y *Pectis papposa*) contienen inhibidores hidrosolubles de la germinación. Por su acción, la germinación sólo tendrá lugar después de que estos inhibidores hayan sido completamente arrastrados por el agua fuera de las semillas. En el segundo grupo, la germinación está inhibida por concentraciones salinas existentes en el suelo ligeramente más elevadas que las toleradas por las plantas de la misma especie en fase vegetativa. Un fuerte aguacero arrastrará las sales más abajo de las capas superiores del suelo, permitiendo así la germinación. En el tercer grupo, el retraso de la germinación es debido probablemente a la existencia de estructuras protectoras resistentes, como los hollejos de ciertas gramíneas. Una precipitación intensa hace que la arena y la grava escarifiquen estas estructuras, haciendo así posible la germinación. Went estudia otros mecanismos, pero los precedentes son suficientes para indicar un aspecto de la evolución en donde el origen de ciertas estructuras está íntimamente relacionado con el medio ambiente.

Otra línea de desarrollo evolutivo es la estudiada por Salisbury, que ha hecho un cierto número de estudios cuantitativos en busca de la capacidad reproductora de 240 especies de

espermatófitos de Inglaterra. Este autor define la *capacidad reproductora media* de una especie como el producto de la cantidad media de semillas producidas y la fracción que representa el porcentaje medio de germinación. Se admite de forma general que el proceso de la selección natural ha conducido a un estado de equilibrio entre la producción de semillas y la mortalidad. Si esto es cierto, la *capacidad reproductora potencial* de una especie sería una medida de su susceptibilidad a la mortalidad natural. Sin embargo, Salisbury sugiere que una fluctuación pronunciada en los números de descendientes puede tener un valor de supervivencia indudable. Emite la teoría de que, debido al desfase general en el aumento de los depredadores y de los parásitos, una elevada capacidad reproductora intermitente puede muy bien conducir a un aumento de la abundancia de una determinada especie. En contraste con ello, una capacidad reproductora mantenida en un elevado nivel de continuidad no tendría el mismo efecto, puesto que los enemigos de las plantas se mantendrían también al mismo nivel elevado.

Estudios realizados en 300 especies pertenecientes a hábitats distintos indican que el peso de las semillas y de los frutos tiende a incrementar a medida que aumenta la intensidad de la sombra que recibe la plántula recién germinada. Salisbury

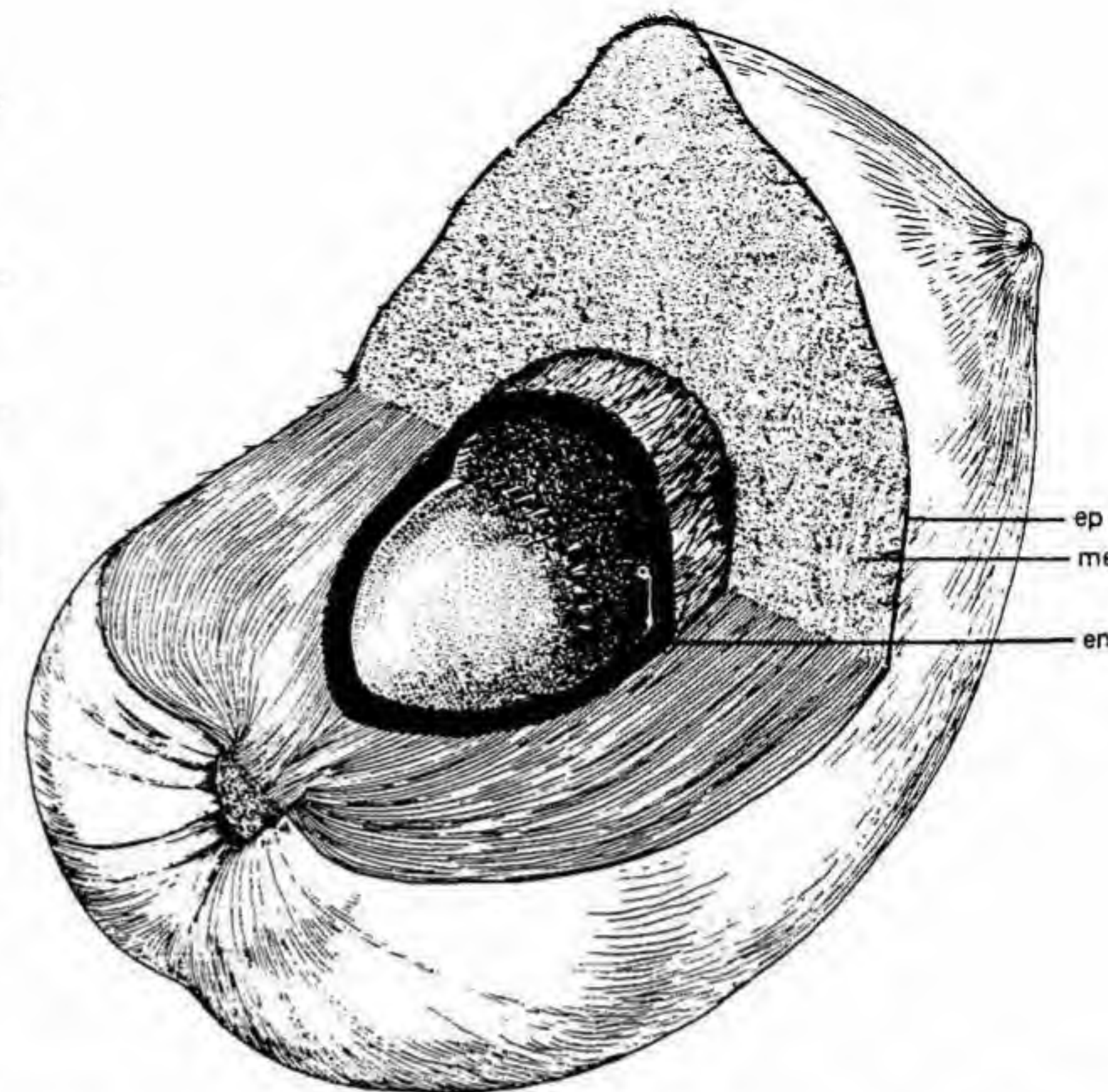


FIGURA 27-15 Fruto del cocotero (*Cocos nucifera*), cortado para poner de manifiesto las tres capas del pericarpo, x 0,5. ep, epicarpo delgado y duro; me, mesocarpo fibroso; en, endocarpo pétreo.

afirma que la capacidad para la colonización frente a la competencia parece estar relacionada con la cantidad de reservas alimenticias que contienen las semillas. Sin embargo, esta regla no es aplicable a los parásitos y a las plantas chupadoras de savia, que tienen sus propios tipos peculiares de nutrición. Se ha sugerido también que el tipo micorrízico (como en las ericáceas y en las orquídeas) confiere una inmunidad parecida. La tabla 27-1 presenta una sinopsis de los hallazgos de Salisbury sobre la relación entre los pesos de los propágulos y el hábitat.

La adaptación de las semillas a distintos tipos de diseminación y de distribución se estudiará más adelante en este capítulo (pág. 561) cuando se trate este tema en relación con los frutos.

El término *fruto* se emplea también de forma muy indefinida y es difícil definirlo con precisión. Se le ha denominado "flor madura". Esta sería una buena definición si todas las implicaciones que comporta fueran tenidas en cuenta. Sin embargo, en todos los casos una flor (o flores) precede al desarrollo de un fruto; y las flores, en

el momento de la antesis tienen partes inmaduras por lo menos en el gineceo. En general, un fruto está formado por un gineceo maduro y puede comprender partes accesorias de la flor: como el eje de la inflorescencia, el pedicelo o el pedúnculo, en casos particulares. La polinización seguida por la fecundación es la fase previa típica que antecede al desarrollo del fruto; pero en muchos casos tiene lugar una *partenocarpia*, es decir, la formación de un fruto completo sin mediar fecundación. Estos frutos partenocárpicos no contienen semillas. Un ejemplo bien conocido es el de la banana (*Musa*); entre los frutos carnosos tenemos casos como las variedades de naranjas sin semillas (*Citrus*), de melón (*Cucumis*) y de uva (*Vitis*); con frutos secos tenemos los arces (*Acer*), los guisantes (*Pisum*), el tabaco (*Nicotiana*) y las adormideras (*Papaver*). Debe resaltarse que el desarrollo de los frutos partenocárpicos puede ser provocado por la aplicación de una fitohormona, como el ácido indolilacético.

La pared de un ovario maduro es el *pericarpo*, que puede ser seco o carnoso, fibroso o

TABLA 27-2
CLASIFICACION DE LOS FRUTOS

(para ilustraciones de frutos, véanse figuras 27-15, 16, 17 y 18)

I. Frutos secos, pericarpio seco cuando el fruto está maduro.

A. Frutos indehiscentes en los cuales el pericarpio se mantiene cerrado al llegar a la madurez.

- Aquenio.** Pequeño fruto monospermo con un pericarpio relativamente delgado; salvo su fijación por el funículo, la semilla se encuentra libre en la cavidad del ovario: ranúnculo (*Ranunculus*), cinco-en-rama (*Potentilla*), llantén de agua (*Alisma*), alforfón (*Fagopyrum*).
- Cariopsis.** Análogo al aquenio con excepción de que deriva de un ovario compuesto y de que la cubierta seminal está firmemente unida al pericarpio: fruto característico de las gramíneas.
- Cipsela.** Parecido al aquenio pero derivado de un ovario ínfero y compuesto: característico de las compuestas.
- Núcula.** Parecida a un aquenio, pero originada a partir de uno o más carpelos, y con un pericarpio duro o pétreo: avellano (*Corylus*), tilo (*Tilia*), roble (*Quercus*).
- Sámara.** Aquenio alado: olmo (*Ulmus*), fresno (*Fraxinus*), árbol del cielo (*Ailanthus*), *Ptelea*.
- Esquizocarpo.** Resultado de un ovario compuesto que se escinde al llegar a la madurez en un cierto número de elementos monospermos (mericarpis): arce (*Acer*) y muchas umbelíferas, labiadas, malváceas, geraniáceas.

B. Frutos dehiscentes que se escinden o se abren de algún modo para liberar las semillas.

- Folículo.** Derivado de un carpelo único que se abre a lo largo al llegar a la madurez, normalmente siguiendo la sutura central: aguileña (*Aquilegia*), peonía (*Paeonia*), conejitos (*Delphinium*), *Asclepias*.
- Legumbre.** Procedente también de un solo carpelo, pero dehiscente según las suturas dorsal y ventral a la vez, formando así dos valvas: fruto característico de las papilionáceas.
- Silícula.** Procedente de un ovario súpero, compuesto de dos carpelos, en donde el pericarpio se separa en dos mitades dejando una lámina central persistente con la semilla o semillas fijas a ella; característico de las crucíferas.
- Cápsula.** Originada a partir de un ovario compuesto: puede presentar varios tipos de dehiscencia, por ejemplo, longitudinal, foraminal o circuncisa; en general la dehiscencia se realiza de arriba abajo y las partes separadas (valvas o dientes) se mantienen unidas: característica de numerosas familias.

II. Frutos carnosos, pericarpio parcial o totalmente carnoso o fibroso.

- Drupa.** Uno o más carpelos, pero normalmente monospermos; mesocarpio carnoso pero endocarpio duro y pétreo: cereza, melocotón, ciruela (*Prunus*), coco (*Cocos*), aceituna (*Olea*).
- Baya.** Con de uno a varios carpelos, normalmente polispermo; tanto el mesocarpio como el endocarpio son carnosos: entre los monospermos, nuez moscada (*Myristica*), dátil (*Phoenix*); con un solo carpelo y varias semillas, hierba de San Cristóbal (*Actaea*), agracejo (*Berberis*), *Mahonia*; otros con más de un carpelo, uva (*Vitis*), tomatera y patatera (*Solanum*), esparraguera (*Asparagus*).
- Pomo.** Originado a partir de un ovario ínfero y compuesto; gran parte de la porción carnosa corresponde a la base acrecida del tubo del perianto, y sólo la parte central corresponde al pericarpio; tanto el epicarpio como el mesocarpio son carnosos, mientras que el endocarpio es pétreo o cartilaginoso: fruto característico de las Pomoides, manzana (*Malus*), pera (*Pyrus*), membrillo (*Cydonia*), serbal (*Sorbus*).

pétreo; con frecuencia pueden distinguirse en él tres capas distintas: la externa (epicarpio), la media (mesocarpio) y la interna (endocarpio) (fig. 27-15). Las características del pericarpio suelen emplearse bastante en la clasificación de los frutos, un proceder que con frecuencia es artificial aunque muy útil para las necesidades taxonómicas.

Al clasificar los grupos pueden distinguirse tres tipos principales (véase tabla 27-2). El primer grupo está constituido por los frutos simples, formados por un solo ovario, simple o compuesto. El segundo tipo comprende los frutos agregados o compuestos, formados a partir de una sola flor pero con carpelos separados y no soldados, cada uno de los cuales forma un fruto, aunque el

conjunto se agrega formando una sola unidad, por ejemplo, el fruto de la zarzamora (*Rubus*), de la fresa (*Fragaria*) y de *Magnolia*. En el tercer tipo, de los frutos múltiples o infrutescencias, intervienen varias flores: como el cornejo (*Cornus nuttallii*), en el plátano (*Platanus*), en el moro (*Morus*) y en la piña de América (*Ananas*).

A medida que los frutos maduran, pueden hacerse secos o carnosos. Los frutos secos pueden mantenerse cerrados (indehiscentes) cuando maduran o pueden abrirse de varias maneras (dehiscentes). Los frutos carnosos suelen ser indehiscentes. Al aplicar nombres a los distintos tipos de frutos, los botánicos les dan sentidos bastante diferentes. Algunos destacan la naturaleza del pericarpio, sin fijarse en el número de carpelos o en

si el ovario es súpero o es ínfero. Otros botánicos son más precisos y consideran que los nombres deben hacer intervenir las características ontogenéticas. Los primeros son parecidos a los taxónomos con tendencia a reunir, mientras que los últimos son los "pulverizadores".

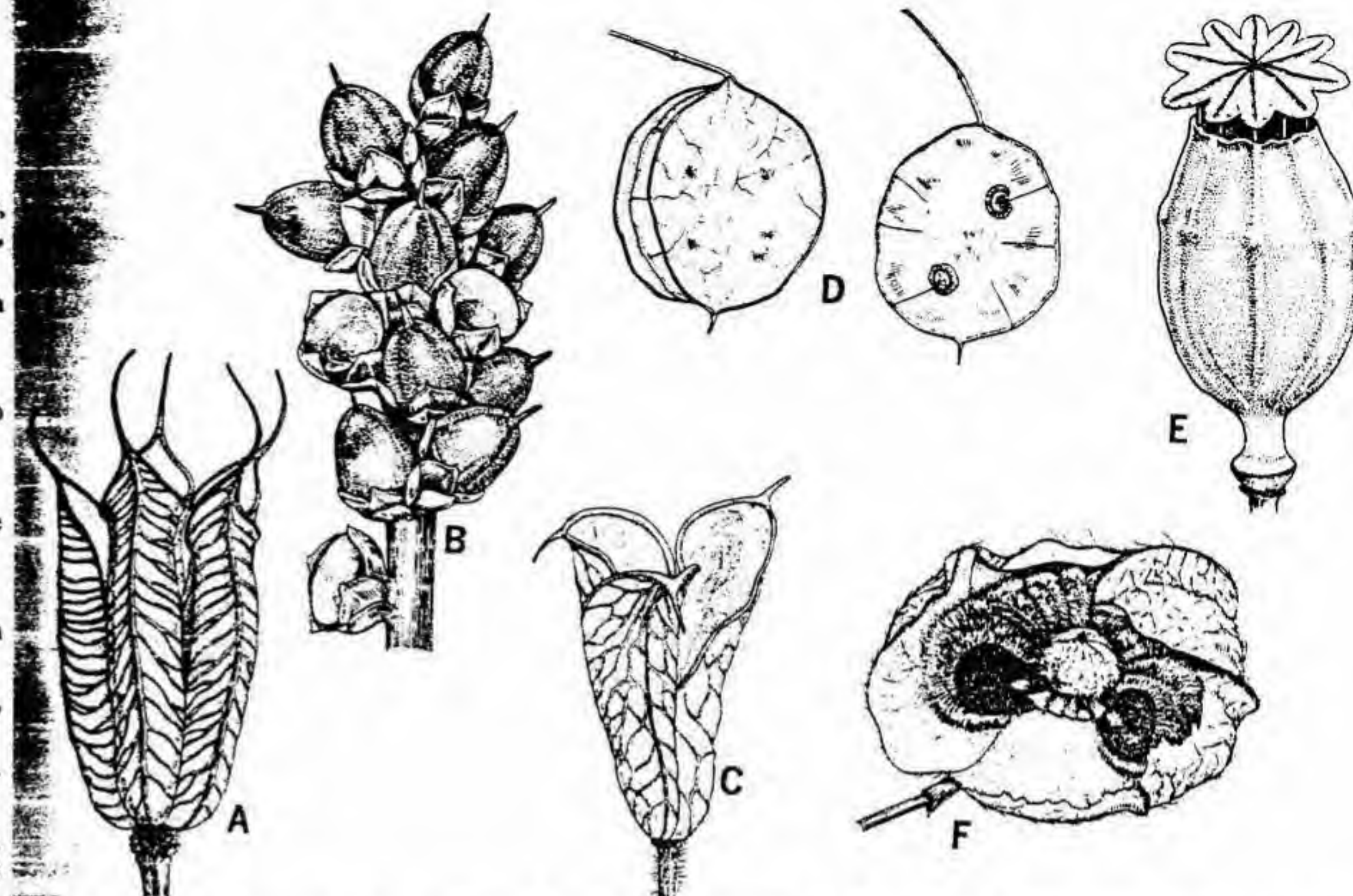
Tanto en los frutos agregados como en los múltiples, cada uno de los elementos individuales se describe con los mismos términos que los frutos simples, por ejemplo, en la fresa, los verdaderos frutos son aquenios portados por un receptáculo carnoso, mientras que en el caso de la zarzamora, los verdaderos frutos son pequeñas drupas. La piña de América (*Ananas*) es un tipo especial de fruto múltiple, en el cual el eje de la inflorescencia se desarrolla para formar parte del fruto. En el sícono y el higo encontramos un fruto múltiple; los verdaderos frutos son de tipo aquenio y se encuentran en el interior de una estructura hueca en forma de recipiente, que corresponde al eje de la inflorescencia acrecido y profundamente cóncavo.

En la variedad de tipos de fruto, el ecólogo

vegetal ve fácilmente adaptaciones que protegen al embrión de la planta frente a la desecación o, lo que es más general, una serie de adaptaciones que ayudan y permiten la dispersión de las especies en nuevas áreas. Los frutos pueden ser agentes de la diseminación de las semillas, o pueden actuar ellos mismos como diseminulos.

La dispersión de las plantas tiene una importancia básica en su distribución en el mundo —es decir, su transporte de una a otra parte— si son frutos, semillas o estructuras vegetativas especializadas. Puede aducirse que la dispersión es un factor más importante en la evolución de las plantas con flores que sus muchas e ingeniosas adaptaciones a la polinización. Al parecer pocas especies sufren por falta de polinización debida a la ausencia de un polinizador esencial; en cambio, la migración de las plantas hacia nuevas áreas está muy íntimamente ligada a las modificaciones de cara a la dispersión. En vista de la importancia biológica indudable de la dispersión y de la variedad de adaptaciones con ella relacionadas que han evolucionado en las plantas con flores, es

FIGURA 27-16 Frutos secos dehiscentes: A, folículos (*Aquilegia*), x 3; B, pixidios (*Plantago major*), fruto capsular con dehiscencia circuncisa, x 7; C, folículos (*Delphinium*), x 2; D, silícula (*Lunaria annua*), silícula corta, mostrando el replio, x 1; E, cápsula (*Papaver somniferum*) con dehiscencia poricida, x 1,5; F, esquizocarpo (*Malva moschatus*), mostrando numerosos mericarpos, cubiertos de pelos rígidos, x 3,5.



sorprendente que el estudio de este tema no haya atraído la atención de más investigadores. El trabajo enciclopédico de Ridley, que representa la base del estudio que sigue, puede ser consultado por quien desee profundizar en este tema.

DISEMINACION POR EL VIENTO

Estepicursores. La totalidad de la planta o la parte que produce los frutos se desprende y es arrastrada por el viento, dando vueltas por el campo abierto, distribuyendo las semillas a lo largo del camino recorrido. Estas plantas son siempre herbáceas y normalmente anuales. Entre ellas tenemos la barrilla espinosa (*Salsola kali*), diversos amarantos (*Amaranthus*), ciertas gramíneas y un *Sisymbrium*, el rabanillo corredor.

Frutos y semillas ligeros. Estos son arrastrados por el viento y deben su dispersión a su ligereza, por ejemplo, los de las orquídeas y los de muchas ericáceas.

Frutos alados. Las alas suelen formarse a expensas de brácteas persistentes o de partes del perianto, o bien la totalidad del pericarpo puede originar un ala. Los frutos alados, especialmente comunes en árboles y arbustos, se encuentran en el género *Dipterocarpus*, arces (*Acer*), fresnos (*Fraxinus*), olmos (*Ulmus*), dárdana (*Rumex*) y en las betuláceas (fig. 27-18).

Semillas aladas. El fruto suele ser una cápsula que se abre para soltar las semillas, cuya testa ha originado una delicada ala. Esto es común entre árboles y arbustos, y especialmente en los trepadores, por ejemplo, en el jacarandá (*Jacaranda*), tecomá (*Tecoma*), catalpa (*Catalpa*) y en muchos otros géneros de las bignoniáceas, en el género *Linaria* y en el ñame (*Dioscorea*) (véase fig. 27-19 E, G, H).

Frutos emplumados. Se desarrollan filamentos plumosos a partir del papo o vilano de algunas compuestas, a partir del perianto de varias ciperáceas, a expensas del estilo persistente (*Geum*, *Anemone*, *Clematis*), o a partir de los pedicelos de las espiguitas de ciertas gramíneas (fig. 27-19 A-D).

Semillas emplumadas. En un extremo (raramente en los dos) de la semilla pueden formarse penachos de ligeros filamentos sedosos, como ocurre en la adelfilla (*Epibolium*), en *Asclepias*, *Apocynum* y en epífitos, como en algunas de las bromeliáceas (fig. 27-19 F).

Frutos o semillas lanosos. El pericarpo o la cubierta seminal pueden estar cubiertos por pelos

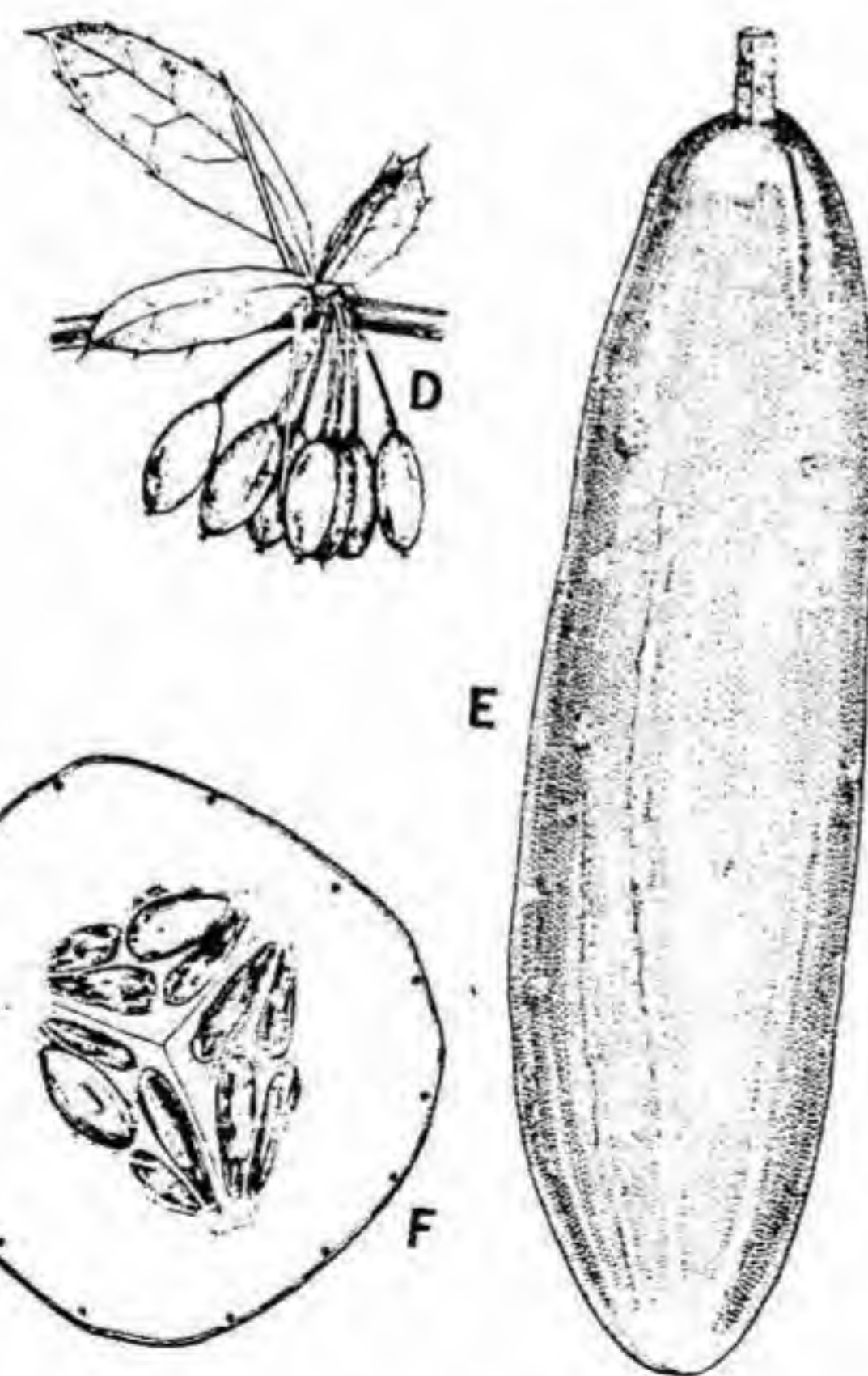
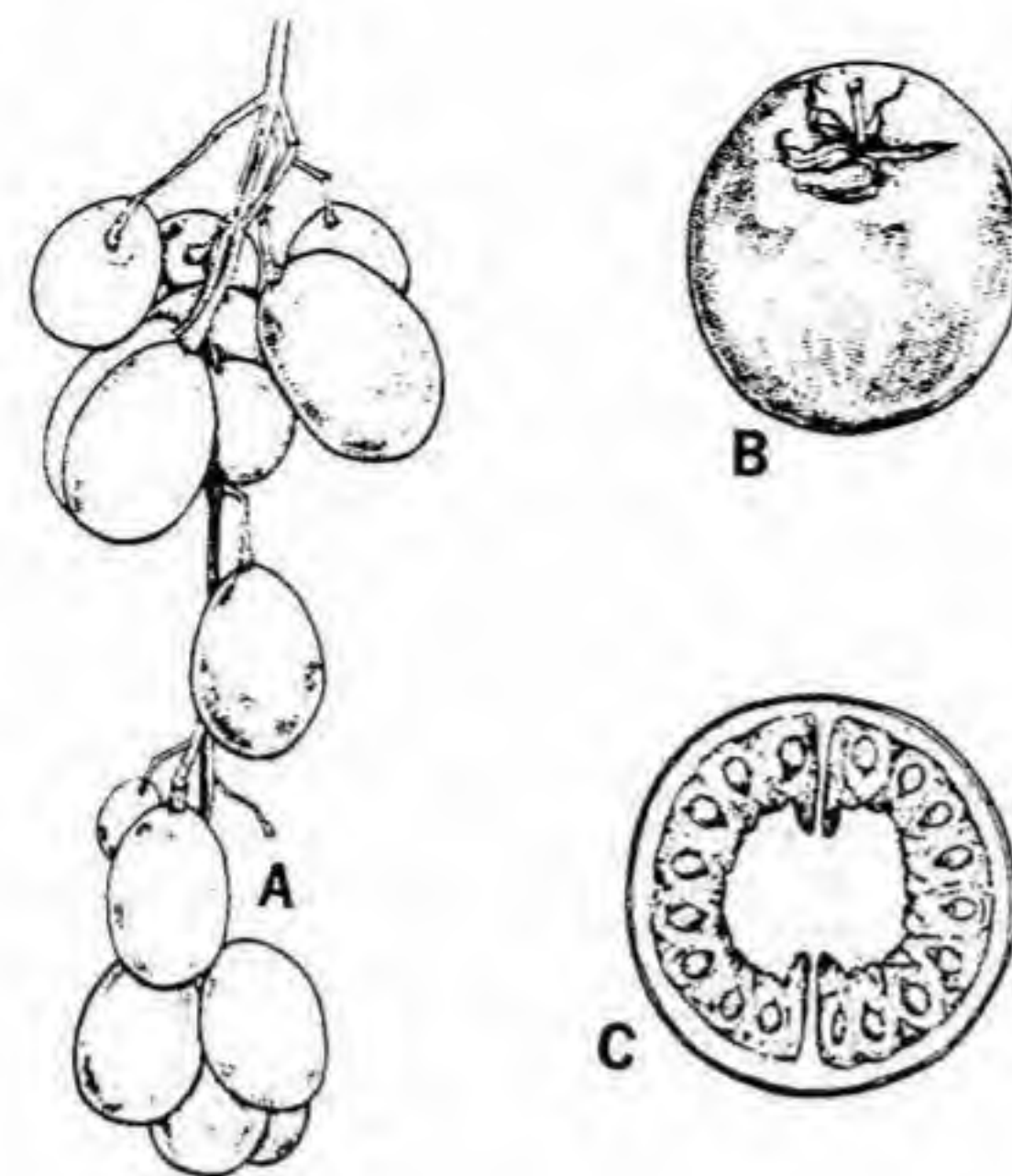


FIGURA 27-17 Bayas: A, uvas (*Vitis*), x 0,5; B, C, tomate (*Lycopersicon esculentum*), x 0,5; D, agracejo (*Berberis*), x 0,5; E, F, pepino (*Cucumis sativus*), un tipo especial de baya denominada pepónide, x 1.

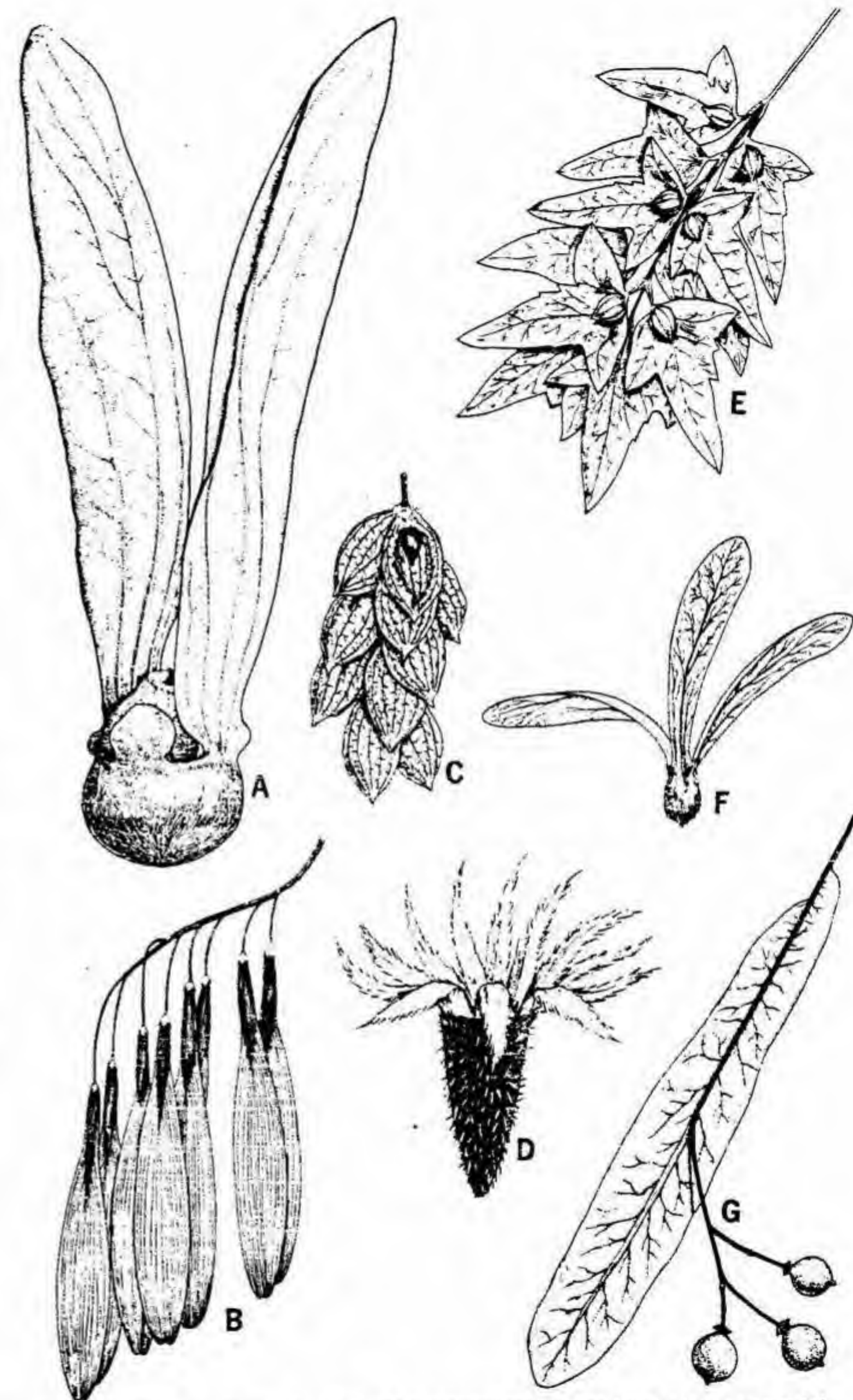


FIGURA 27-18 Frutos alados: A, *Dipterocarpus retusus* (las dos alas forman parte del cáliz persistente), x 0,5; B, *Fraxinus*, sámara, x 1; C, *Ostrya virginiana*, con cada uno de los frutos incluido en un saco involucral hinchado, x 1; D, *Galinsoga*, con un fruto en cápsula y alas originadas por las escamas del vilano, x 50; E, *Carpinus caroliniana*, con el fruto en núcula semirrecubierto por una bráctea involucral, x 1; F, *Triplaris*, con alas procedentes de lóbulos alargados del perianto, x 1; G, *Tilia*, con el pecíolo soldado en parte a una gran bráctea acintada, x 2.

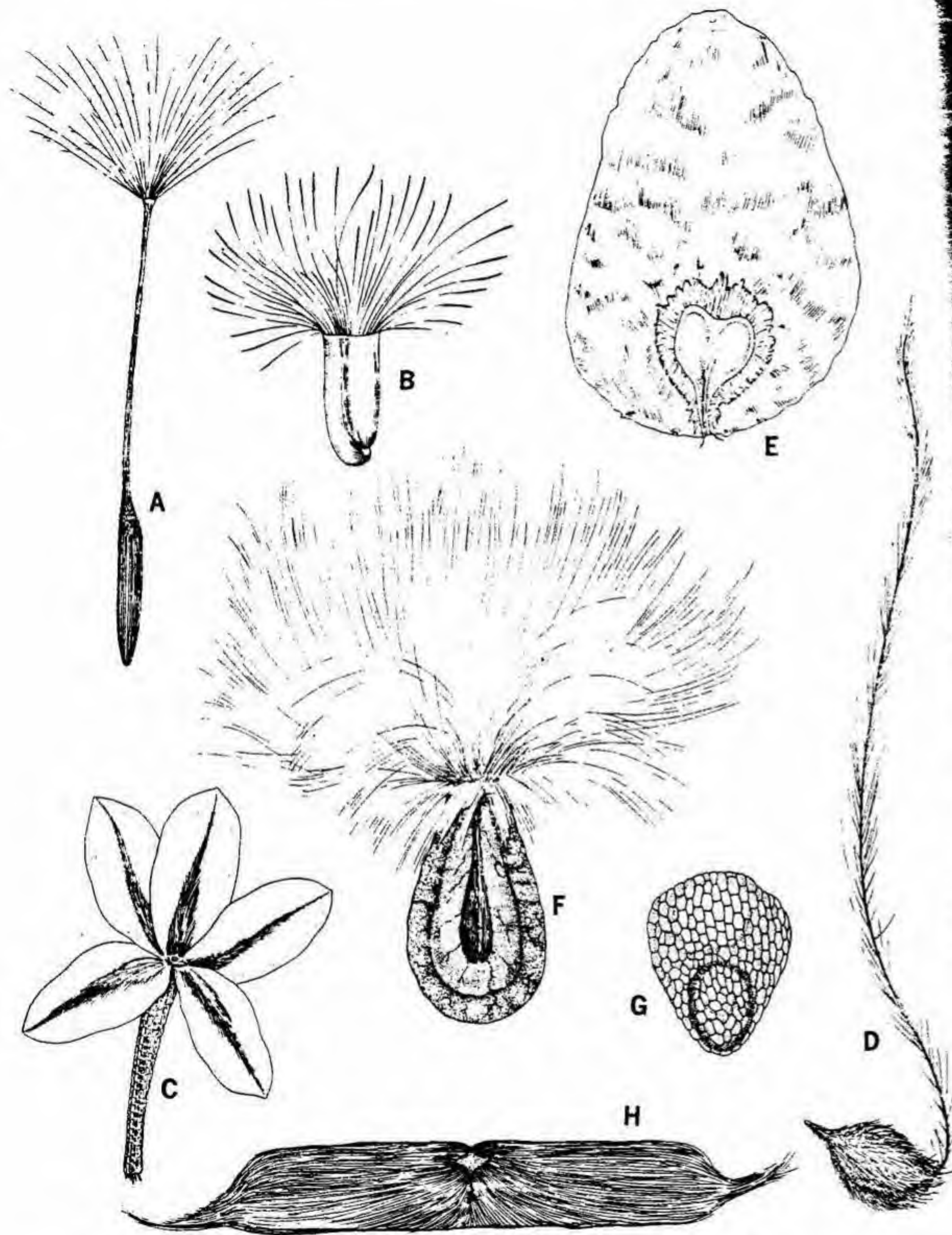


FIGURA 27-19 Frutos y semillas aerotransportados: A-D, frutos. A, *Hypochaeris*, x 5; B, *Centaurea*, x 5; C, *Ursinia*, x 5; D, *Clematis*, x 5. E-H, semillas: E, *Spathodea*, x 5; F, *Asclepias*, x 5; G, *Castilleja*, x 20; H, *Catalpa*, x 2.

FIGURA 27-20 Frutos en copa, adaptados a la dispersión de las semillas por las gotas de lluvia: A, *Mitella*, x 5; B, *Sagina*, x 5. (Según Gibbs.)

lanosos, como ocurre en los sauces y álamos (*Salicáceas*), en el algodón (*Gossypium*), en el kapok (*Bombax*) y en *Anemone*.

DISPERSION POR EL AGUA

Lluvia. La acción de la lluvia en las regiones llanas, tanto templadas como tropicales, tiene una importancia muy grande en la dispersión de las semillas. La acción de la lluvia viene acentuada en los bosques montañosos de la zona lluviosa tropical. Periódicamente, el descenso del agua desde las montañas es extraordinario. Con ella, grandes números de semillas son arrastrados y desparramados por puntos convenientes para su crecimiento situados en las llanuras al pie de las

montañas. En general, esta situación es fortuita y las semillas no presentan ninguna adaptación especial. En unos pocos casos —por ejemplo, en *Sagina* y en *Mitella*— la cápsula abierta y llena de semillas nos sugiere poderosamente que se trata de un mecanismo de dispersión por el impacto de las gotas de lluvia, como el tan frecuente en los hongos (fig. 27-20).

Corrientes de agua. Los frutos y semillas de muchas plantas acuáticas o de riberas de cursos de agua están adaptadas a flotar durante cortos periodos de tiempo, normalmente gracias al aire que queda retenido en alguna parte del diseminulo, por ejemplo, en la hierba centella (*Caltha*), en varias umbelíferas acuáticas con mericarpos con tejido suberoso. En algunos casos, las semillas son flotantes y son arrastradas por el agua, por ejemplo, en la salicaria (*Lythrum*), en *Mimulus*. Las plantas acuáticas inmersas o flotantes son también dispersadas por las corrientes, mediante el transporte de propágulos de invierno o de fragmentos de las mismas plantas.

Sudd. Este es el nombre que se da a las densas masas de vegetación que crecen sobre las riberas de ciertos ríos, y que con frecuencia llegan a ocupar toda la anchura del curso. La totalidad de esta masa o una porción de ella puede ser desgarrada o desarraigada por una riada brusca, siendo arrastrada corriente abajo, hasta ir a parar con frecuencia en lagos o charcos adyacentes. El sudd se presenta normalmente en ríos de corriente lenta que atraviesan países llanos y abiertos, como el Nilo o el Ganges. Son buenos ejemplos de plantas de sudd el papiro (*Cyperus papyrus*), el jacinto de agua (*Eichornia*), la castaña de agua (*Trapa*) y la lechuga de agua (*Pistia*).

Océanos. Las corrientes marinas dispersan plantas a lo largo de grandes distancias, ciertamente superiores a 1500 km. Por dos razones, el número de especies que puede desplazarse de esta forma es limitado. En primer lugar, que la semilla o fruto debe ser capaz de flotar durante un largo período de tiempo sin quedar anegada por el agua y sin germinar demasiado pronto. En segundo lugar, las semillas deben estar ecológicamente adaptadas a vivir en condiciones litorales, sobre un banco de arena o de limo. Existen especies de muchos géneros así adaptadas, por ejemplo, *Erythrina* (papilionáceas), *Cakile* (crucíferas), *Arenaria pepioides* (cariofiláceas), *Calophyllum* (guttíferas), *Hibiscus tileaceus* (malváceas), *Carapa* (meliáceas), todas las especies de las rizoforáceas, *Ipomoea* (convolvuláceas) y *Cocos nucifera* (palmas).

DISPERSION POR LOS ANIMALES

El transporte por los animales puede ser interno o externo.

Ingestión de frutos y semillas. Las aves y los mamíferos comen frutos carnosos de muchos tipos y las semillas pasan a través del conducto alimenticio sin sufrir daño, e incluso adquiriendo un poder germinativo superior. Parece ser que la mayoría de frutos dotados de un pericarpo carnoso están especialmente adaptados a este tipo de diseminación; tenemos ejemplos parecidos en las cerezas (*Prunus*), frutos de la zarzamora (*Rubus*), grosellas (*Ribes*), *Mahonia* y en una especie de cornejo (*Cornus nuttallii*). Los animales herbívoros pueden ingerir pequeñas semillas junto con el follaje y no perjudicarlas al mascar la planta; tenemos buenos ejemplos de ello entre las semillas de algunas papilionáceas, y los pequeños frutos secos de las gramíneas.

Hormigas. Un investigador ha citado que los frutos y semillas de ciertas especies de más de 60 géneros son localmente diseminadas por varias clases de hormigas, algunas veces a distancias superiores a 30 m. La mayoría de estos frutos o semillas poseen cuerpos oleíferos especiales (eleosomas) que pueden tener una morfología y un origen muy diversos. Pueden distinguirse aproximadamente una docena de tipos de estos diseminulos basándose en la parte de la flor, del fruto o de la semilla que posee los eleosomas.

Fijación al pelaje o al plumaje. En estos casos, las adaptaciones suelen ser bien conocidas, y consisten en el desarrollo de púas, ganchitos, espinas, pelos y glándulas pegajosas o viscosas sobre frutos y semillas. En algunos casos es la totalidad de la inflorescencia la que se dispersa, por ejemplo en la bardana (*Arctium*) con sus brácteas involucrales provistas de ganchitos; en *Agrimonia*, existe una corona de púas incurvadas sobre la parte externa del receptáculo; en muchas compuestas (por ejemplo, en *Bidens*) el vilano puede originar aristas que con frecuencia poseen barbas; muchas especies de boragináceas y de *Galium* tienen varias formas de ganchos sobre el epicarpo; el estilo también puede convertirse en un gancho como ocurre en algunas especies de *Geum*; muchos frutos de gramíneas están provistos de aristas o de pelos rígidos sobre las florecillas; en algunas plantas, como en *Linnaea borealis*, las brácteas poseen glándulas viscosas adhesivas, y la separación del fruto se realiza por debajo de la bráctea; la posesión de brácteas involucrales glandulares pegajosas no es rara en las

compuestas (por ejemplo, en *Adenocaulon*); en *Plumbago* se encuentran pelos viscosos sobre el cáliz; y en ciertas especies de gramíneas, de *Juncus* y de *Plantago*, se pone claramente de manifiesto la presencia de una secreción mucilagínosa adhesiva al humedecer los frutos o las semillas (fig. 27-21).

Los frutos de la familia pedaliáceas están caracterizados por la presencia, en casi todos los géneros, de formidables ganchos altamente especializados. En el género *Proboscidea* las cápsulas leñosas y fusiformes tienen aproximadamente 8 cm de longitud, y terminan en dos agudas garras curvas de 15 cm de longitud. El fruto queda sobre el suelo con las garras dirigidas hacia arriba; si un animal lo pisa, el fruto se incurva hacia arriba y las garras se enganchan en la cerneja. Las semillas van saliendo de la cápsula a medida que el animal sigue andando. En un género sudafricano, *Harpagophytum*, el fruto es leñoso y tiene dos alas, cada una de las cuales está recortada en un cierto número de brazos lineales muy rígidos, con muchos ganchos potentes situados principalmente en la parte apical de los brazos. El fruto se fija de modo que es prácticamente imposible arrancarlo, al pie o a la cola de cualquier gran animal que tenga la mala fortuna de entrar en contacto con él. También en este caso las semillas van saliendo de la cápsula al desplazarse el animal (fig. 27-22).

En *Pisonia*, un género tropical y subtropical de las nictagináceas, los frutos, tienen una sola semilla, recubiertos por un tubo del perianto, extremadamente pegajoso. Estos frutos son tan viscosos y glutinosos que algunas veces atrapan pequeños pájaros que no pueden liberarse de ellos. Se dice que los antiguos hawaianos empleaban goma extraída de diversas especies de *Pisonia* para atrapar pájaros. No hay duda que este exudado hace que los frutos se adhieran firmemente a las plumas de los pájaros, logrando así ser dispersados. El tordo grande ha sido relacionado desde hace mucho tiempo con el muérdago (*Viscum album*) debido a que este ave se alimenta de sus frutos. La carne de las bayas contiene en abundancia un material pegajoso que es sólo en parte digerido al pasar a través del tubo digestivo. Las semillas expulsadas al exterior, junto con la piel del fruto, están pegadas entre sí por el gluten, y esta masa queda con frecuencia firmemente adherida a las ramas de los árboles. De modo parecido, pueden quedar semillas fijadas al pico de dichos tordos después de haber sido comidos los frutos. Puede suceder que el ave se quite las

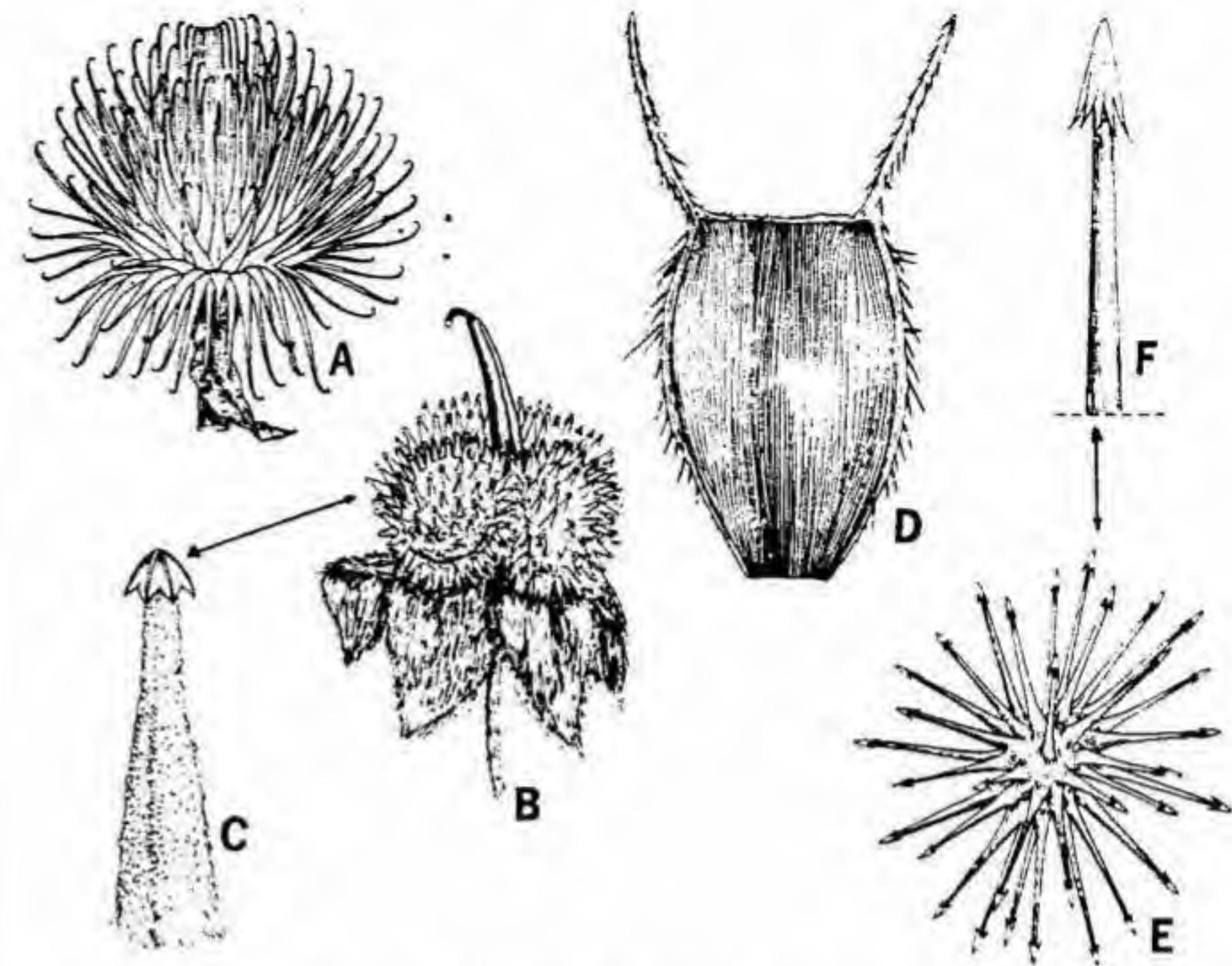


FIGURA 27-21 Frutos de dispersión zoocora: A, *Arctium minus*, brácteas del involucro con el ápice convertido en un ganchito rígido, x 2; B, *Cynoglossum officinale*, núculas cubiertas de cortas espinas provistas de ganchos, x 2; C, una de las espinas de *Cynoglossum*, x 20; D, *Bidens*, vilano representado por dos aristas rígidas espinosas, x 10; E, *Acaena*, con sepales agudos y espinosos, x 7.5; F, aspecto de uno de ellos más aumentado, mostrando los ápices provistos de espinas sepales que les confieren un aspecto de arpón, x 25.

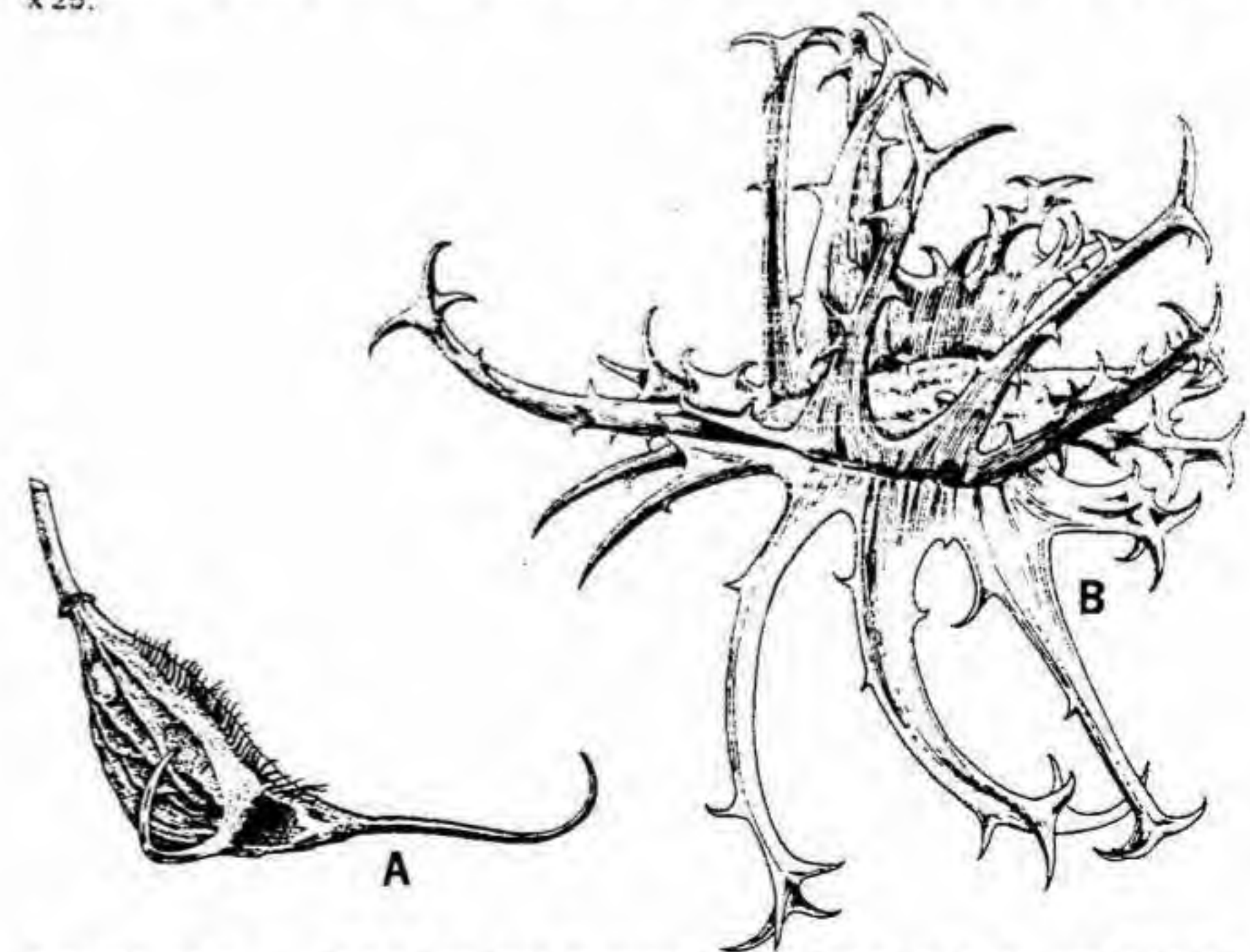


FIGURA 27-22 Frutos altamente especializados en la dispersión por medio de los animales: A, *Proboscidea*, x 0.5; B, *Harpagophytum*, x 0.5. Ambos son frutos capsulares.

semillas frotando el pico con la corteza de una rama, con lo cual éstas quedan colocadas en posición adecuada para germinar.

Adherencia de pequeños diseminulos. Un gran número de plantas deben probablemente su distribución a la adherencia de diseminulos al pelaje, plumas o patas de los animales y aves que pasan. Estos diseminulos están las más veces mezclados con el barro y no presentan adaptaciones particulares excepto su pequeño tamaño. Esta forma de dispersión es especialmente probable para las semillas y los frutos de plantas acuáticas o de lugares pantanosos. En el *Origen de las Especies*, Darwin da cuenta del examen y del subsiguiente estudio que realizó en media libra de barro seco. Volvió a humedecerlo y lo conservó cubierto en condiciones adecuadas para la germinación. En el transcurso de seis meses aparecieron nada menos que 537 plántulas de diversas especies. En otra ocasión tomó una bolita de barro extraída de la pata de una perdiz, y a partir de ella obtuvo 84 plantas, correspondientes a tres especies. El mismo hombre ha actuado como un activo agente de dispersión al llevar barro pegado a sus botas o a sus vehiculos.

DISPERSION MECANICA

En algunas especies —especialmente herbáceas— una vez maduro el fruto, explota y arroja sus semillas a una distancia considerable de la planta que las ha originado. Frutos de este tipo se encuentran en muchas familias, pero, incluso dentro del mismo género, las especies pueden tener tipos de descarga distintas. El caso mejor conocido es quizás el de la balsamina (*Impatiens*, fig. 27-23 D). Sus cápsulas carnosas están con frecuencia algo dilatadas en el extremo superior, en donde se encuentran las semillas. El pericarpo origina una elevada presión de turgescencia y las paredes de sus células adquieren una gran elasticidad. A medida que el fruto madura, se separa del ovario, y las valvas quedan débilmente soldadas entre ellas. Una vez están maduras, la separación de las valvas sucede de improviso; esta separación puede ocurrir espontáneamente o bien cuando se las toca. Cada valva se incurva hacia arriba con una fuerza considerable capaz de arrojar las semillas a una cierta distancia. Determinadas especies de *Oxalis* han desarrollado un mecanismo parecido.

Diversas especies de *Geranium* han originado a lo largo de su evolución un tipo de mecanismo,

parecido al efecto de la honda, que es notablemente eficaz (fig. 27-23 B). El fruto es un esquizocarpo constituido por cinco carpelos, cada uno de los cuales contiene una sola semilla. En efecto, las semillas se encuentran cada una en una cavidad situada en la base de una columna estilar en forma de pico bastante alargada. Al madurar el fruto, los tejidos exteriores de esta columna se escinden de improviso en cinco tiras a modo de muelles que se incurvan hacia arriba y hacia el exterior, lanzando las semillas a una distancia de un metro o más. En *Hamamelis* el fruto es una cápsula leñosa con dos valvas que se separan por arriba en tiempo seco, exponiendo así dos semillas negras en cada valva. Cuando el fruto continúa secándose, sucede la contracción del endocarpo que descarga las semillas con fuerza suficiente como para proyectarlas hasta 14 m (fig. 27-23 E).

La dehiscencia de los frutos de muchas leguminosas está relacionada con un mecanismo higroscópico. Las diferentes capas del pericarpo se contraen en grado variable cuando se secan, de modo que pueden establecerse entre ellas tensiones considerables. Cuando estas tensiones sobrepasan la cohesión de las paredes celulares, las paredes se separan bruscamente. En muchos casos, las valvas de la legumbre se disparan arrollándose en espiral y proyectan con fuerza las semillas (fig. 27-23 A). Es normal que la separación sea a la vez violenta y rápida, con lo cual las semillas pueden ser proyectadas a una distancia de un metro o más.

Un tipo de dehiscencia completamente distinto es el que se encuentra en los pepinillos del diablo (*Echballium elaterium*), una planta herbácea rastrera de las regiones mediterráneas secas (fig. 27-23 C). El fruto es una baya oblonga de unos 5 cm de longitud, sostenida por un grueso pedúnculo. El ápice del pedúnculo penetra en la base del fruto de modo parecido a un tapón. Cuando el fruto está maduro, los tejidos que rodean el tapón aludido se desintegran y su unión con el resto del fruto queda debilitada. En estos momentos las semillas están rodeadas por una masa de un mucilago semilíquido. En el interior del fruto se establece progresivamente una presión de turgescencia considerable, que distiende las capas externas y las pone en tensión. Finalmente el tejido de la base del pedúnculo se disgrega y es expulsado igual que un tapón; la pared del fruto se contrae descargando la casi totalidad del tejido jugoso, y con él las semillas, que llegarán a cierta distancia.

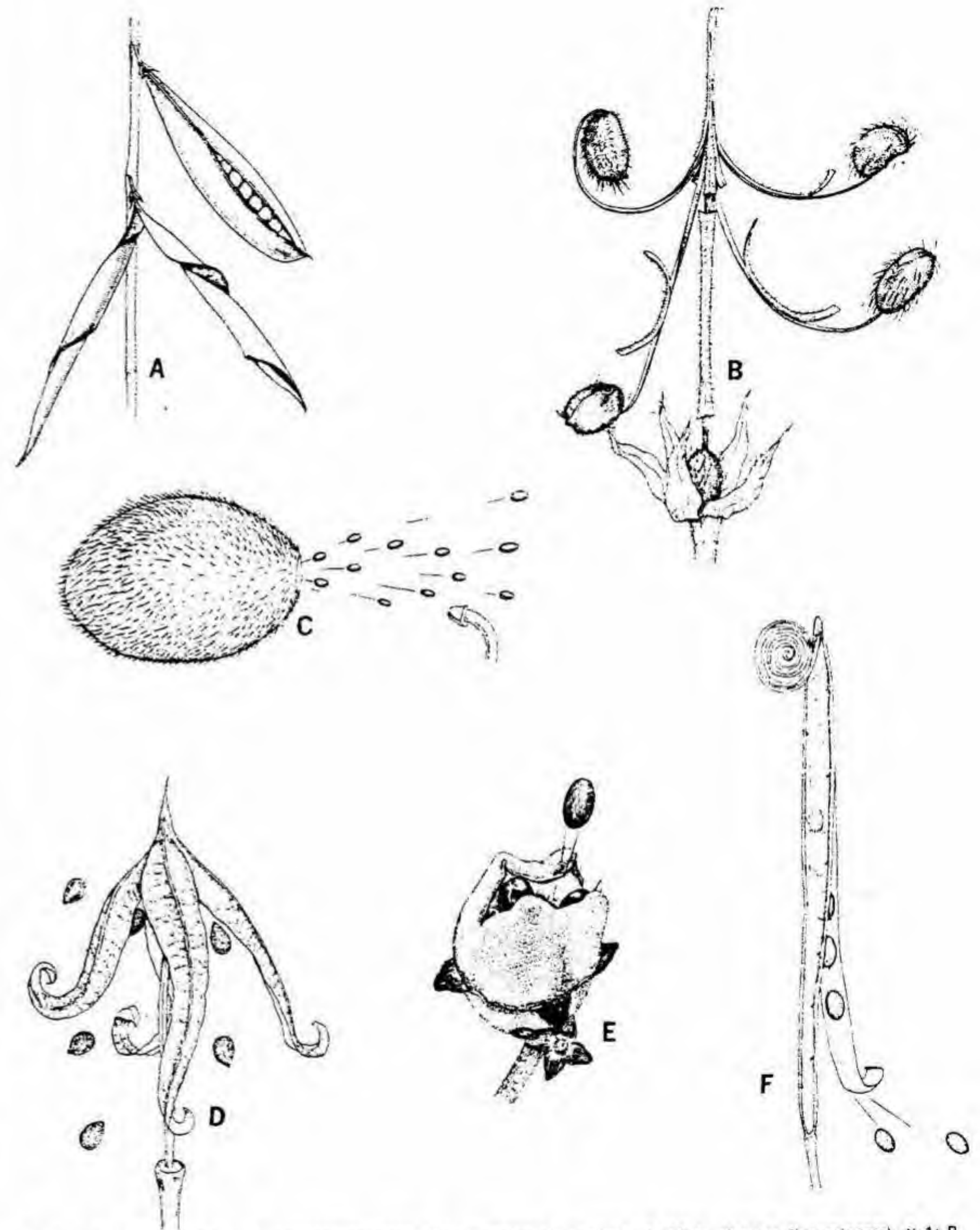


FIGURA 27-23 Algunos ejemplos de dispersión mecánica de semillas: A, *Vicia gigantea* (leguminosae), x 1; B, *Geranium bicknellii* (geraniaceae), x 4; C, *Echballium elaterium* (cucurbitaceae), x 0,5; D, *Impatiens aurea* (balsaminaceae), x 6; E, *Hamamelis virginiana* (hamamelidaceae), x 3; F, *Cardamine hirsuta* (cruciferae), x 4. (C, según Kerner v. Marilaun y Oliver.)

POLINIZACION

Otro interesante estudio evolutivo de los antófitos es el de las relaciones entre la morfología floral y la polinización. En las plantas con flores puede definirse la polinización como el transporte de polen desde una antera a un estigma. Esto tiene lugar según un gran número de formas posibles, muchas de las cuales son notablemente ingeniosas, y pone de manifiesto un elevado grado de adaptación y de especialización. Existe una amplia literatura sobre este tema, por lo que sólo podremos esbozar los conocimientos más importantes sobre él. Si se desea obtener otros detalles y una bibliografía seleccionada, consúltese la reciente obra de Meeuse *The Story of Pollination*.

Según parece, los habitantes antiguos de Mesopotamia en el siglo IX a.C. conocían una cierta relación mística entre el polen y la formación del fruto. Bajorrelieves de este período se refieren a la polinización manual de palmeras productoras de frutos con las inflorescencias de pies productores de polen. Sin embargo, esta práctica ligada a este cultivo estaba desprovista de toda base científica, y no se la encontró hasta finales del siglo XVII d.C., cuando Nehemiah Grew escribió que los granos que se encuentran en los estambres representan partes masculinas, y que las partes productoras de semillas eran femeninas. Los primeros experimentos de que se tenga noticia realizados sobre el sexo de las plantas son los de Camerarius, en 1694. Descubrió que si el polen no llega a establecer contacto con el estigma, el fruto no se desarrolla. Vamos a ver ahora una información muy precisa sobre la polinización en muchos casos. La polinización puede ser realizada por un determinado número de agentes polinizantes. El más importante de ellos es el viento (**anemofilia**), los insectos (**entomofilia**) y las aves (**ornitofilia**); la polinización por murciélagos (**quiropterofilia**) y por agua (**hidrofilia**) tiene lugar, pero es relativamente infrecuente.

ANEMOFILIA

Probablemente las plantas con semilla más primitivas realizaban la polinización por el viento, como ocurre todavía en las gimnospermas más modernas. Sin embargo, en muchas angiospermas existen buenas pruebas de que la polinización por el viento es un carácter adquirido y que sus flores han derivado probablemente a partir de antecesores entomófilos. Un caso de este tipo es

el ruibarbo de prado (*Thalictrum*). Este género pertenece a una familia (ranunculáceas) caracterizada por las flores de colores brillantes y la considerable especialización hacia la atracción de insectos, aunque carece de corola y realiza la polinización por el viento. En otras familias como las ulmáceas y fagáceas, es muy posible que persista la anemofilia primitiva.

En general, las flores anemófilas se distinguen por sus características negativas. No tienen néctar ni perfume ni partes del perianto de colores brillantes. En cambio, presentan características especiales en los estambres, estigmas y en los granos de polen. Con frecuencia las anteras penden de largos filamentos que cuelgan fuera de la flor. En las inflorescencias en amento, el conjunto de las flores es agitado por el viento, con lo cual el polen es arrastrado por las corrientes del aire (fig. 27-24). Los estigmas, al igual que los estambres, están libremente expuestos al aire; con frecuencia están ramificados, son plumosos, o están provistos de proliferaciones en forma de cepillo, adecuadas para interceptar el polen transportado por el aire (fig. 27-25). En general, los granos de polen son en este caso pequeños, lisos y se producen en cantidades muy grandes.

ENTOMOFILIA

Aunque probablemente las primeras plantas con semillas sólo estaban polinizadas por el viento, ya en las ptéridospermas pueden haberse realizado visitas fortuitas a las flores por parte de los insectos. Los insectos del Carbonífero estaban dotados de mandíbulas masticadoras, y no tenían todavía las partes de la boca adaptadas a succionar el néctar. Parte de sus alimentos puede haber estado constituido por esporofilos carnosos y posiblemente también por esporas. No fue hasta el Terciario, cuando las plantas con flores predominaron y se diferenciaron la mayoría de las familias modernas, cuando apareció la mayor parte de los órdenes habituales de insectos. Es casi seguro que la íntima asociación establecida entre las distintas flores y sus insectos visitantes empezó durante determinadas épocas del Terciario.

Los insectos visitan las flores para sacar de ellas alimentos, ya sea en forma de néctar o, en algunos casos, en la de polen. El néctar es un fluido acuoso que contiene aproximadamente un 25 % de glucosa, segregado por glándulas especiales denominadas nectarios. En distintos géneros y especies, los nectarios se diferencian por su



FIGURA 27-24 Flores anemófilas: *Garrya elliptica*, x 1. Amentos masculinos; las flores femeninas están dispuestas en amentos péndulos parecidos.

estructura y por su posición; pueden ser extraflorales o florales. Los nectarios florales pueden estar relacionados con diversos órganos y pueden ocupar un cierto número de posiciones. De hecho, casi cualquier parte de la flor puede segregar néctar (fig. 27-26).

Los insectos son atraídos por las flores, principalmente por su color y su perfume, y la efica-

cia de estos dos agentes atractivos depende del tipo de insecto visitante. Sobre la percepción de los colores por parte de diferentes tipos de insectos se han realizado muchos trabajos experimentales. Sabemos que las abejas, por ejemplo, pueden ver los amarillos, azules y púrpuras, lo cual explica el porque las flores visitadas por las abejas tienen típicamente estos colores. Sin embargo,

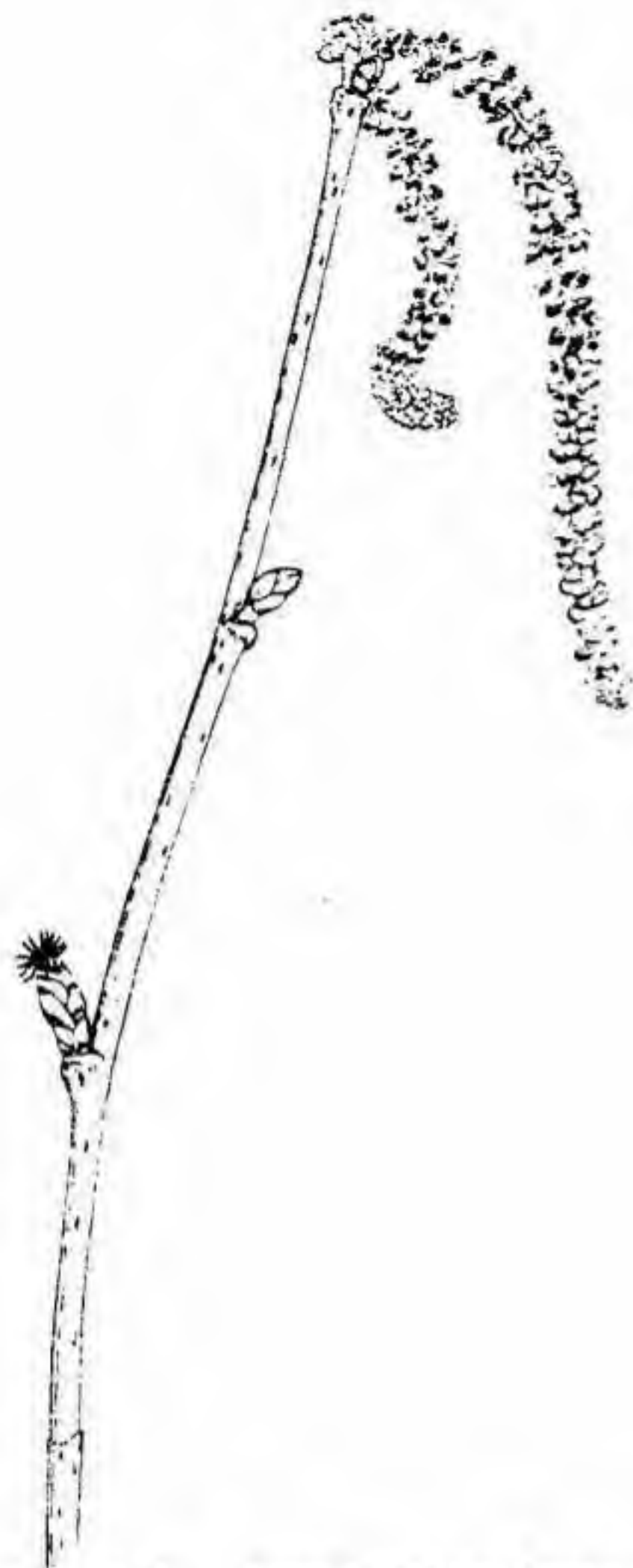


FIGURA 27-25 Flores amenófilas. *Corylus avellana*, x 2. Las flores masculinas se encuentran dispuestas en amentos péndulos, y las femeninas en cortas espigas en forma de propágulo, provistas de estigmas bien visibles.

las abejas no prefieren de modo necesario estos colores. En efecto, las abejas distinguen estos colores y los asocian con el néctar. En diferentes especies de flores se han originado por evolución distintos modos de guiar al insecto hacia el néctar (fig. 27-27, 28 D). En algunos casos existe una banda de color vivo que contrasta fuertemente con el color de fondo de la corola, como ocurre en el nomeolvides (*Myosotis*), en ciertas flores de lis (*Iris*), y en las linarias (*Linaria*); algunas flores tienen un grupo de bandas más oscuras o de líneas de puntos, por ejemplo, en la capuchina (*Tropaeolum*), la retama (*Sarcothamnus*), en la violeta (*Viola*), en la digital (*Digitalis*) y en *Mimulus*.

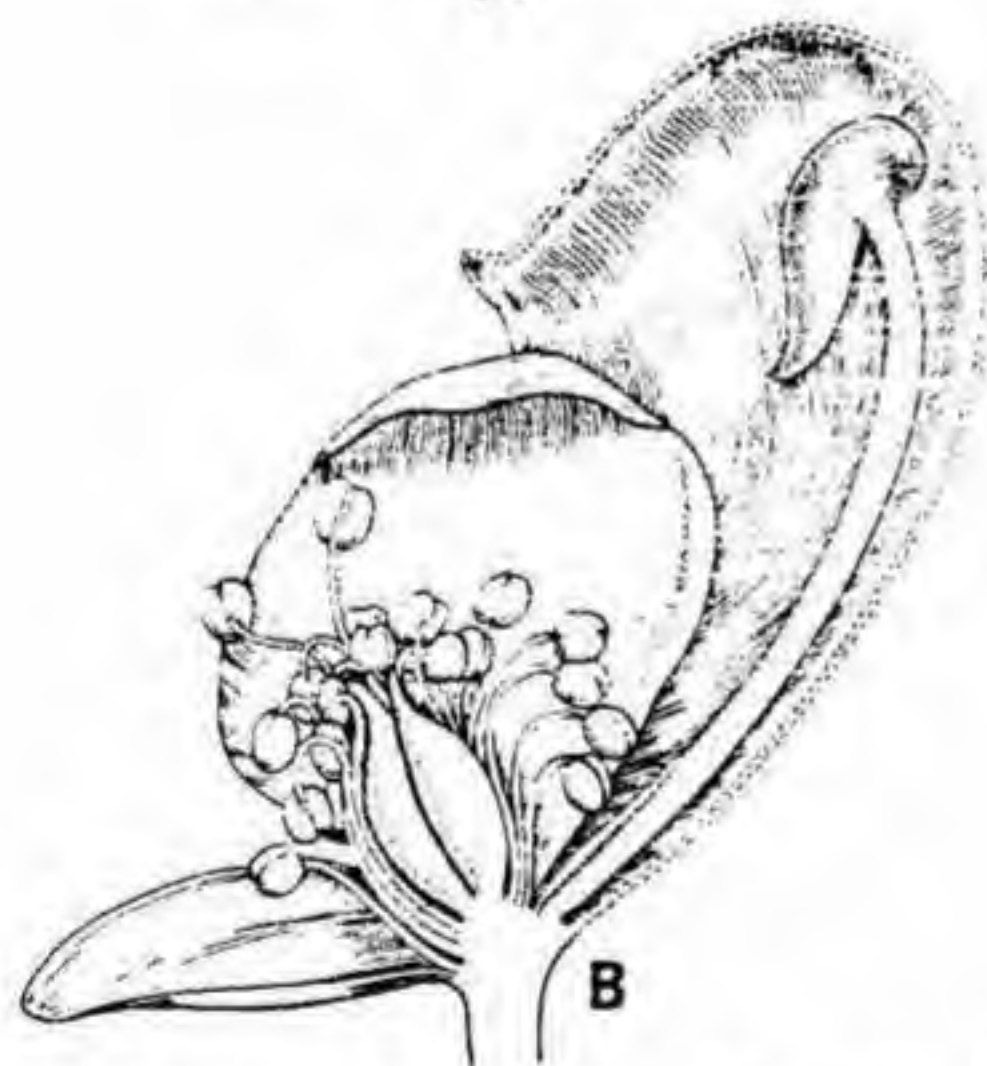
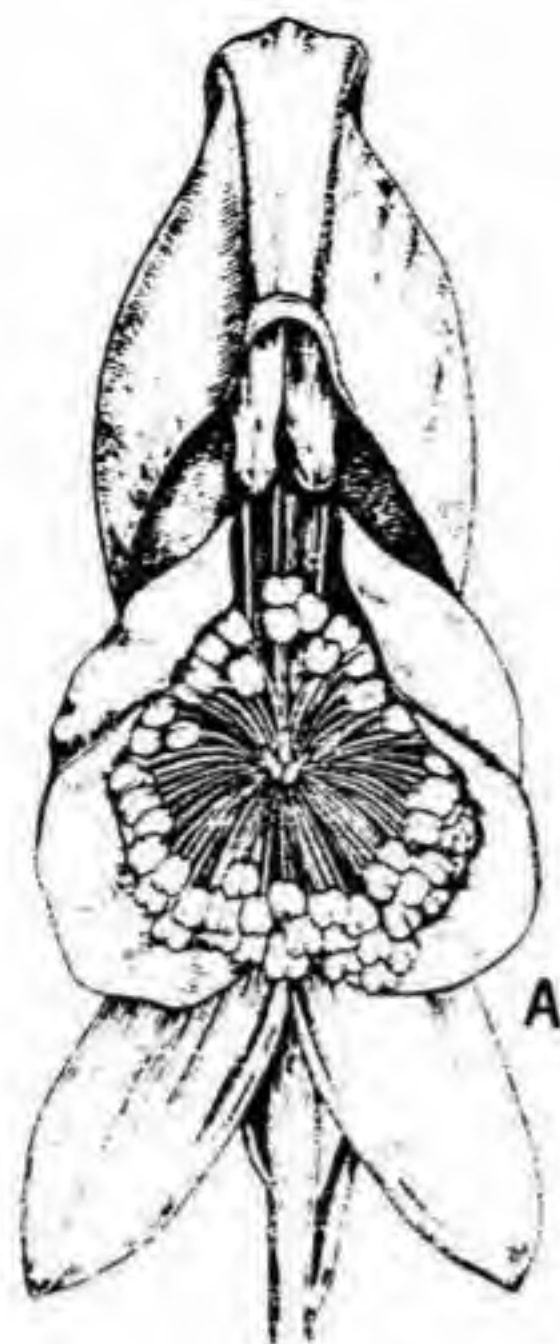


FIGURA 27-26 Flor de *Aconitum napellus*, x 2: A, vista frontal; B, corte sagital mostrando en el interior de la capucha uno de los dos pétalos posteriores modificado para formar un nectario.

Muchos detalles de la estructura floral pueden relacionarse con la morfología, tamaño y aspecto de determinados insectos, y con la forma en que realizan su visita a la flor. Las flores entomófilas pueden dividirse en un cierto número de clases, en parte basadas en su estructura y en parte de acuerdo con los insectos que las visitan. Solamente algunos de estos tipos de flores serán estudiados brevemente a continuación.

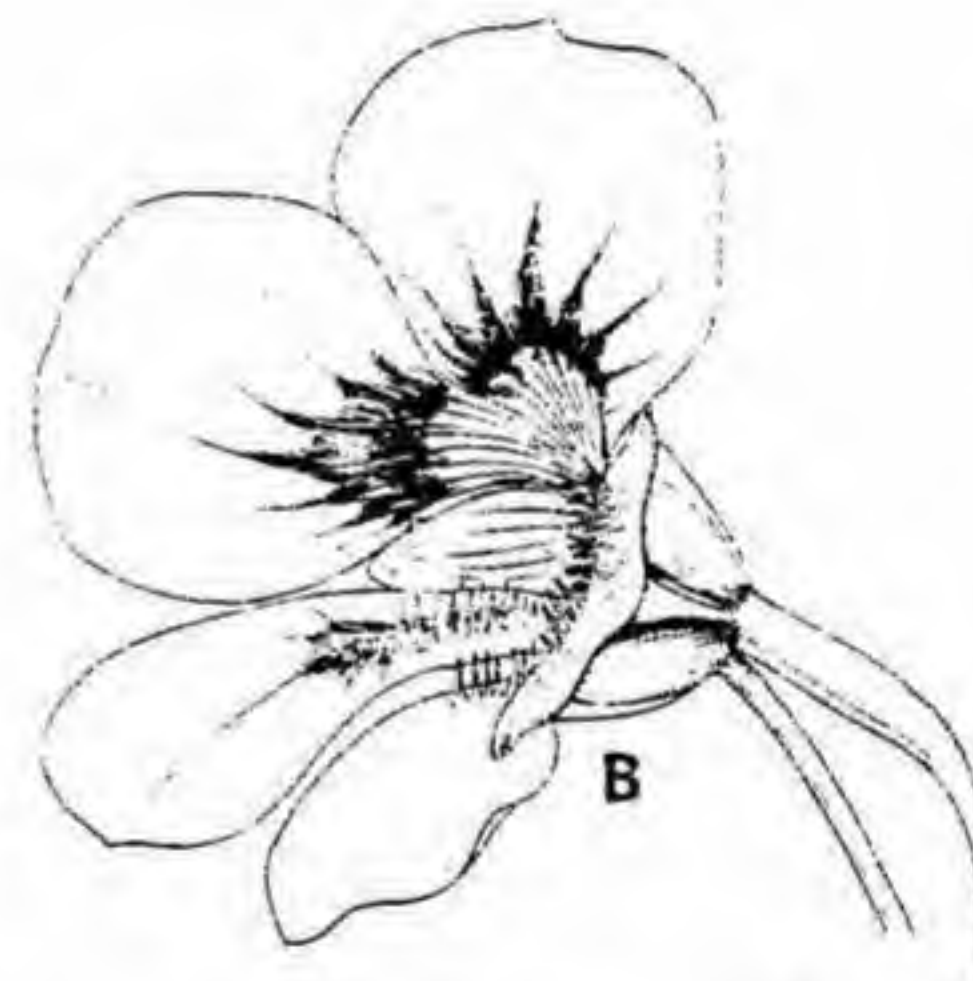
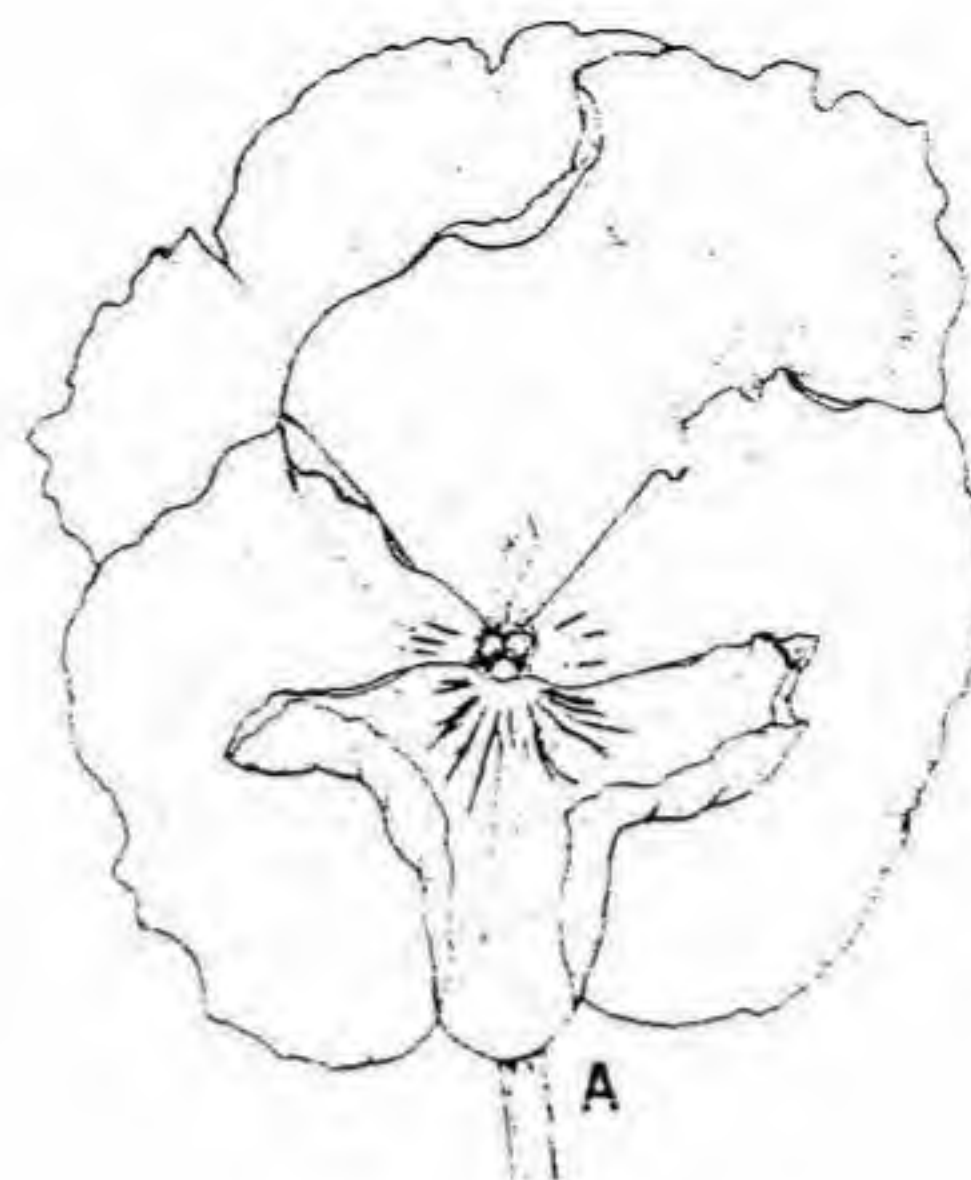


FIGURA 27-27 Guías hacia la miel. A, *Viola*, x 1; B, *Tropaeolum*, x 1.

Flores poliníferas. Este tipo de flores carecen de néctar pero poseen abundante polen que es recolectado para ser utilizado como alimento, especialmente por las abejas y por ciertos coleópteros. Entre las flores poliníferas tenemos la amapola (*Papaver*), la rosa (*Rosa*) y las jaras (*Cistus*). En *Cassia*, existen estambres estériles especiales productores de "polen para alimento".

Flores himenopterófilas. Estas son visitadas casi exclusivamente por abejas y géneros próximos. La morfología especializada de las flores permite la visita de sólo un tipo particular de

insectos o de un limitado grupo, de un tamaño uniforme. En algunas de estas flores el néctar se encuentra a tal profundidad dentro de un tubo que sólo un insecto provisto de una lengua muy larga o de una proboscis puede llegar a él. Un buen ejemplo lo constituye el trébol rojo (*Trifolium*) (fig. 27-28 H, I), en donde el néctar está situado a unos 9 mm de la boca de la flor, al exclusivo alcance de los abejarrones. En otros casos, las partes de la corola son tan rígidas que sólo un insecto pesado puede abrir la flor, por ejemplo, en los conejitos (*Antirrhinum*) y en la retama (*Sarcothamnus*) (fig. 27-28 A-C). En las flores marcadamente zigomorfas existe un campo de aterrizaje para el insecto, en combinación con el néctar situado en la base de un largo tubo corolino o en el fondo de espolones. Podemos citar como ejemplo la salvia (*Salvia*, fig. 27-28 E-G), el acónito (*Aconitum*, fig. 27-26), la violeta (*Viola*), y en muchas orquídeas. En muchas flores de este tipo se impide la penetración de pequeñas mariposas y escarabajos gracias a la presencia de pelos o de escamas en la garganta de la corola.

Flores lepidopterófilas. La mayoría de estas flores son actinomorfas y los insectos que las visitan continúan volando sobre ellas mientras se alimentan. Una característica bastante corriente en ellas es la presencia de un perfume más o menos penetrante aunque aromático. En flores como en el tabaco (*Nicotiana*), del alhelí nocturno (*Matthiola*), y de los cactus que se abren de noche —que son polinizados por mariposas nocturnas— la emisión de perfume es mucho más intensa al atardecer. Este tipo de flor es normalmente grande y pálida y probablemente puede ser distinguida así por los insectos.

Muchas flores lepidopterófilas tienen el néctar escondido en el fondo de espolones. Un caso típico es el de una orquídea de Madagascar, *Angraecum sesquipedale*, que tiene su néctar en el fondo de un largo espolón de casi 30 cm de longitud (fig. 27-29). Alfred Wallace lanzó la predicción de que algún día se descubriría un insecto provisto de una lengua suficientemente larga para alcanzar el néctar en esta planta. Pasaron treinta años antes de que se descubriera una mariposa nocturna provista de una proboscis suficientemente larga, con lo cual la predicción de Wallace quedó cumplida.

Flores dipterófilas. Estas son visitadas principalmente por moscas y en general están menos especializadas que las de los otros dos tipos. La morfología floral es probablemente la única

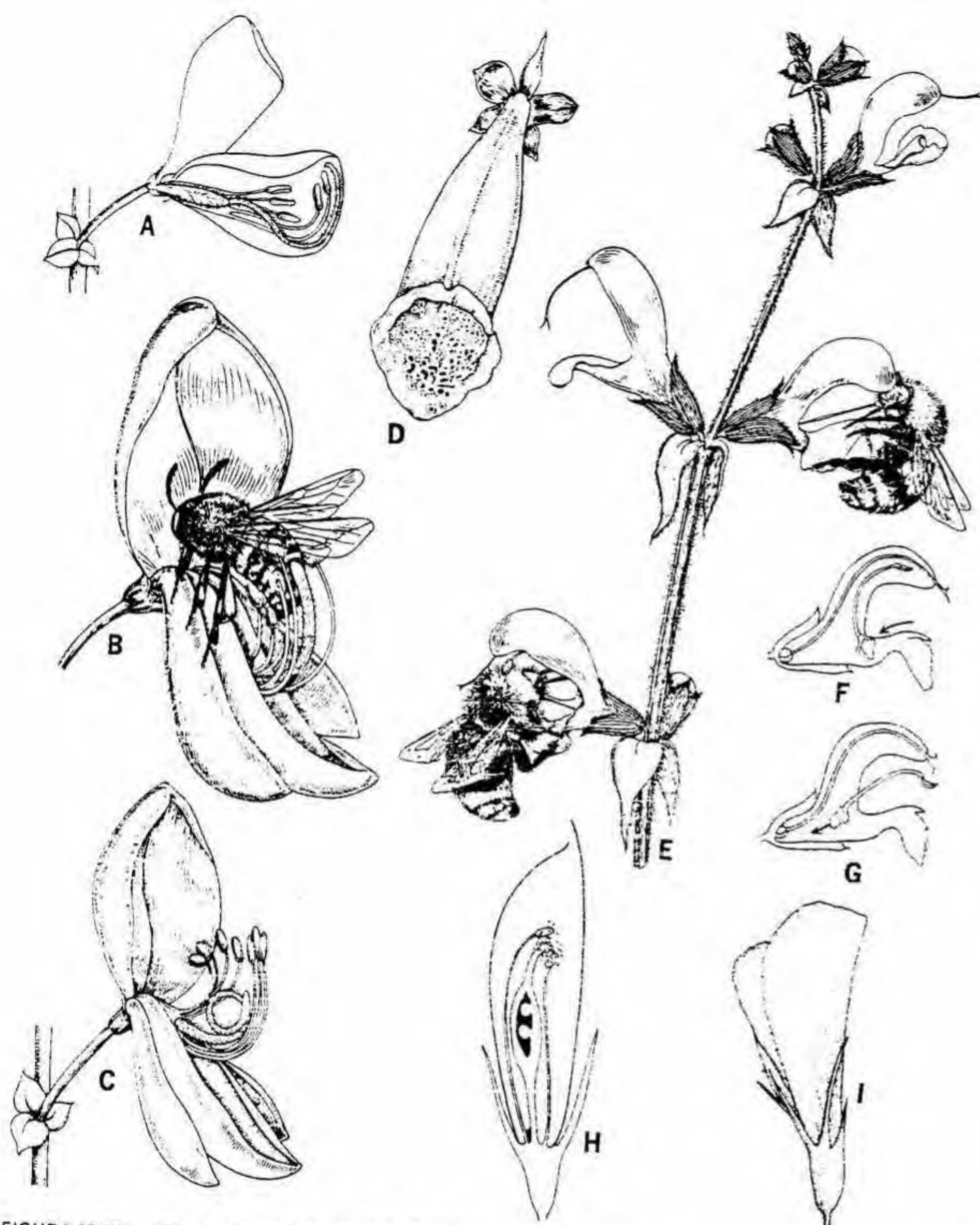


FIGURA 27-28 Flores himenopterófilas: A-C, *Sarcothamnus scoparius*: A, corte sagital de una flor mostrando los estambres y el estilo alojados dentro de la quilla, X 1; B, la visita por un insecto pesado hace bajar la quilla y dispara un movimiento explosivo hacia arriba de los estambres, que entran así en contacto con la parte ventral y dorsal del visitante, mientras el estigma toca la parte dorsal, X 2; C, una flor ya visitada mostrando el arrollamiento en espiral del estilo, X 1; D, *Digitalis purpurea*, X 1; E-G, *Salvia pratensis*, X 1. E, himenópteros visitando las flores; F, G, corte sagital de dos flores donde puede verse el mecanismo de la basculación situado en la base del filamento, que permite a la antera llegar a la parte posterior de la abeja, X 1; H, I, flor tipo *Trifolium* vista en corte y lateralmente, con el nectario situado en la base del carpelo, X 5. (A-G, adaptado de *The Story of Pollination*, de B. J. D. Meeuse, copyright © 1961, The Ronald Press Company, Nueva York; H-I, según Hagerup y Petersson, con permiso de Ejnar Munksgaard.)

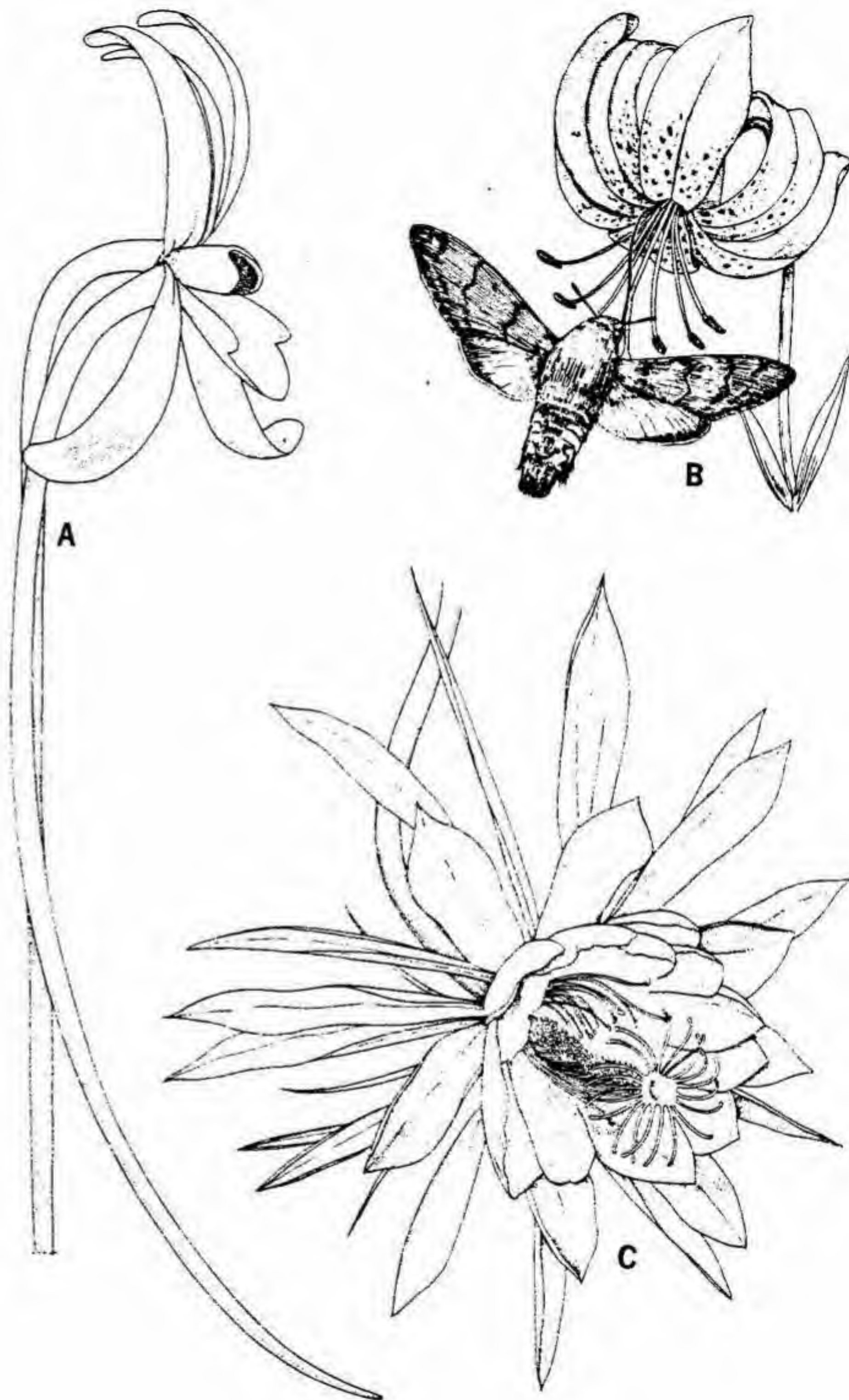


FIGURA 27-29 Flores lepidopterófilas: A, *Anagracum sesquipedale*, con su espolón largo y delgado, X 1; B, *Lilium martagon*, con una mariposa nocturna sorbiendo néctar de la bolsa petalina, X 1; C, *Phyllanthus*, un cacto de floración nocturna, X 1. (B, según Ross y Morin.)

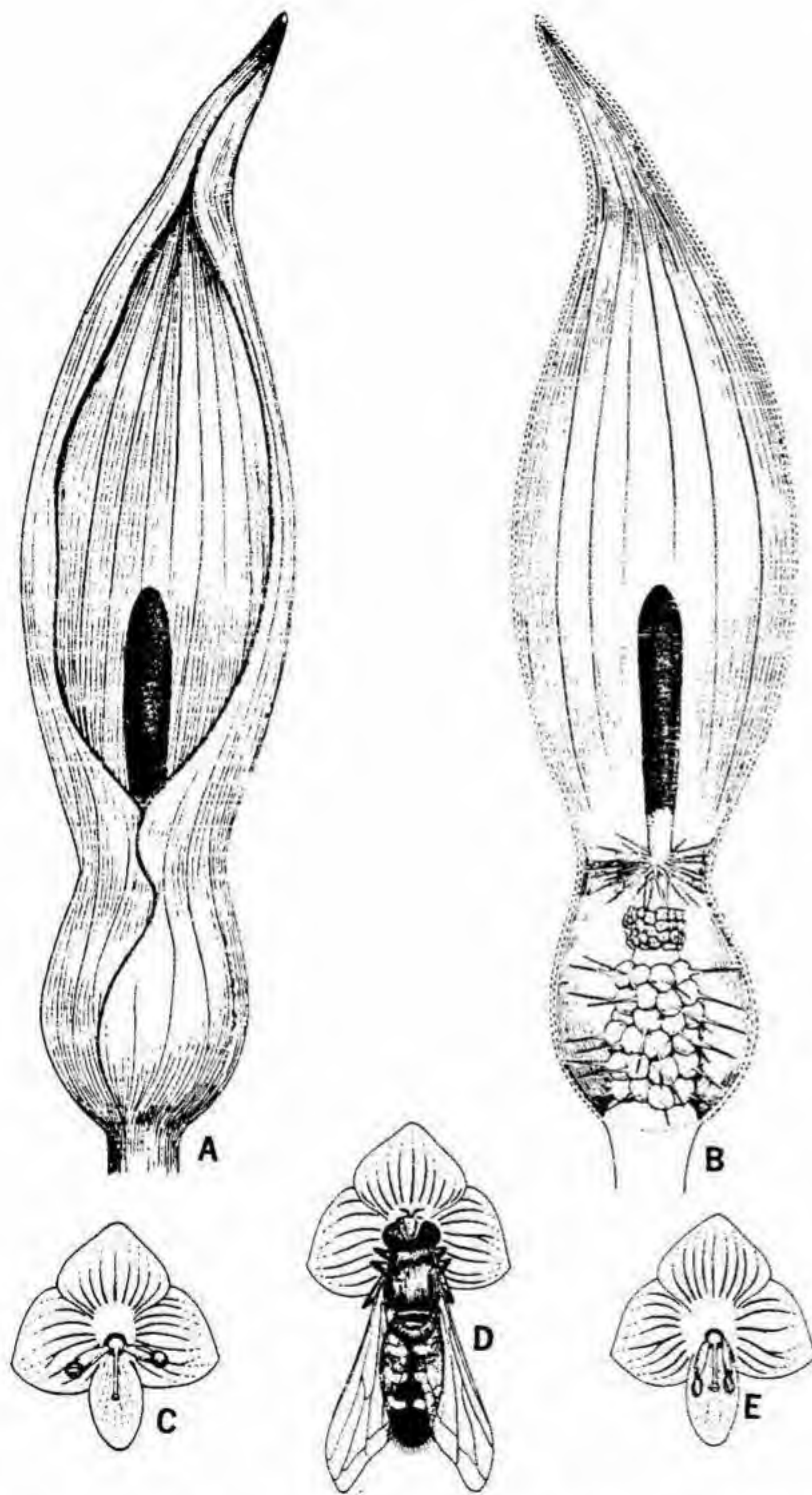


FIGURA 27-30 Flores dipterófilas. A, B, *Arum maculatum*: A, inflorescencia rodeada por la espata, que permite ver la parte superior del espádice, x 2; B, una parte de la espata se ha cortado para mostrar las flores masculinas estériles situadas en la constricción de la espata, las flores masculinas funcionales situadas inmediatamente debajo de ellas, y las flores femeninas implantadas en la base del espádice, x 2; C-E, *Veronica*, con las flores antes (C), durante (D), y después (E) de la visita de la mosca de las medialunas, x 2. (C-E, adaptado de *The Story of Pollination*, de B. J. D. Meeuse, copyright © 1961, The Ronald Press Company, Nueva York.)

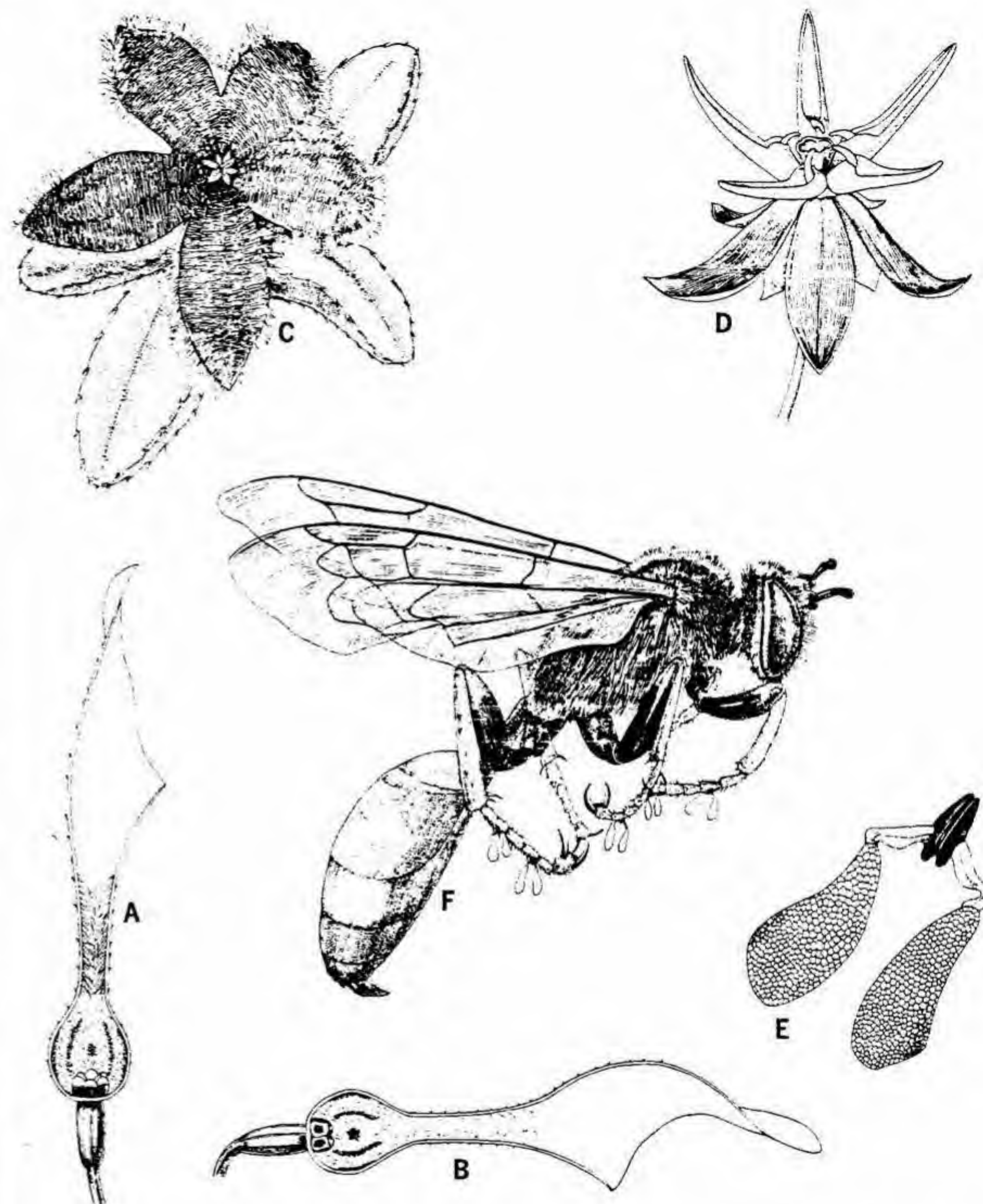


FIGURA 27-31 A, B, *Aristolochia (Aristolochia siphia)*: A, flor en posición erecta (con pelos rígidos dirigidos hacia abajo revistiendo la pared interna para evitar que escapen los pequeños dípteros atrapados), x 2; B, flor flácida y pelos abajos revistiendo la pared interna para evitar que escapen los pequeños dípteros atrapados, x 2; C, *Stapelia grandiflora*, con la flor dentro de la cual pueden verse pequeños machitos que permiten a los dípteros escapar, x 2; D-F, *Asclepias speciosa*: D, flor con cinco nectarios en forma de pala y el translator visible en forma de mancha oscura entre dos de ellos, x 2; E, par de polinios unidos al translator, x 15; F, un insecto muerto, con polinios pegados a sus patas, x 5. (A, B, adaptado de *The Story of Pollination*, por B. J. D. Meeuse, copyright © 1961, The Ronald Press Company, Nueva York.)

importante en estos casos, como ocurre en la verónica (*Veronica*), polinizada por moscas durante el vuelo (fig. 27-30 C-E). La corola es ligeramente zigomorfa, con el pétalo posterior ligeramente mayor, formado por la soldadura de dos pétalos. Hay solamente dos estambres, con filamentos largos y ampliamente divergentes. Sobre el pétalo anterior está situado un largo y fino estilo con un pequeño estigma capitado. Existe un nectario localizado en la base del tubo de la corola y protegido por pelos. En la polinización, el pétalo inferior (posterior) actúa como una plataforma de aterrizaje sobre la cual se posa la mosca, estableciendo contacto con el estilo. Si dicha mosca lleva ya polen sobre su superficie ventral, se efectúa la polinización. Al intentar llegar al néctar, la mosca se agarra a los filamentos de los dos estambres, los frota contra su cuerpo y se mancha de polen.

Las *Stapelia* de los desiertos de África del Sur pueden tomarse como un ejemplo de otra clase de flores dipterófilas, las que atraen las moscas mediante un cierto olor fétido que recuerda al de la carne en putrefacción (fig. 27-31 C). En *Stapelia*, las flores no sólo huelen a carne en descomposición sino que también presentan un aspecto semejante. Las moscas de la carroña femeninas son atraídas hacia las corolas, las polinizan y quedan tan perfectamente engañadas que llegan a depositar sus huevos (o sus larvas) en el perianto; al no encontrar comida las larvas perecen. Las moscas de la carroña son atraídas también por el color del alcatraz (*Arum maculatum*, fig. 27-30 A, B). Lo que suele considerarse como la flor, en esta especie, es en realidad una inflorescencia en espádice, que contiene numerosas flores envueltas por una gran bráctea, la espata. Existen dos grupos de flores, las femeninas, en la parte interior, y las masculinas, arriba: las flores de la parte más alta son estériles y están transformadas en un conjunto de filamentos. La parte superior de la inflorescencia es un apéndice desnudo y de color pardorrojizo, donde se origina el olor desagradable. Las pequeñas moscas atraídas hacia el apéndice resbalan, cayendo por la superficie lisa de la espata hasta más abajo de las flores masculinas, hasta llegar a las femeninas. Sus intentos para salir fuera de la espádice quedan anulados por la empalizada de filamentos de las flores masculinas estériles, y quedan atrapadas durante un día entero. Durante este tiempo se arrastran por los estigmas, manchándolos de cualquier tipo de polen que haya quedado adherido a sus superficies inferiores. Al

llegar al segundo día, las anteras de las flores masculinas entran en dehiscencia, las fibras se marchitan y las moscas quedan libres y en disposición de visitar otra inflorescencia y continuar desempeñando su papel de polinizadoras. Las flores del género *Aristolochia* tienen una trampa cazamosquitos parecida, aunque en este caso se trata de una sola flor en lugar de una inflorescencia (fig. 27-31 A, B).

ORNITOFILIA

Varios tipos de aves son importantes agentes polinizadores para un cierto número de especies de plantas tropicales y subtropicales. Las aves que realizan esta actividad son suimangas, chupamieles y colibríes, algunas de las cuales tienen un tamaño no mayor que el de mariposas nocturnas. Las flores ornitófilas y las flores entomófilas son con frecuencia muy parecidas, y sin duda más parecidas entre sí que con las flores aerófilas. Sus colores son brillantes e intensos, con rojos que predominan en más del 80 % en 159 especies estudiadas. Los contrastes de color llamativo son frecuentes, como en la zapatilla de la reina (*Strelitzia reginae*). La mayoría de las flores ornitófilas carecen de perfume. Meeuse afirma que aproximadamente 2000 especies de aves que pertenecen a unas 50 familias visitan flores con mayor o menor regularidad, con por lo menos dos tercios de ellos que viven de las flores como su más importante fuente de alimentos. Puesto que estas aves visitantes varían hasta tal punto de tamaño y de preferencias alimentarias, no ha evolucionado ningún tipo de flor particularmente adaptada a la polinización por aves. Sin embargo, algunas de ellas presentan características especiales.

Las flores ornitófilas segregan con frecuencia un néctar fino en abundancia. Se dice que cada flor del árbol del coral (*Erythrina*) contiene por lo menos el volumen de un dedalito. En algunas flores ornitófilas, las partes florales —especialmente los filamentos, estilos y estigmas— son muy rígidas, lo cual les permite quizás resistir el trato enérgico que les dan sus visitantes. Algunas aves, como los colibríes, se mantienen volando mientras absorben el néctar; en otros casos puede existir un lugar donde posarse representado por una bráctea modificada, como ocurre en *Strelitzia*. Aunque en general estas aves visitan a las flores para obtener el néctar, parece probable que en otros casos su propósito es alimentarse de pequeños insectos atraídos por el néctar.

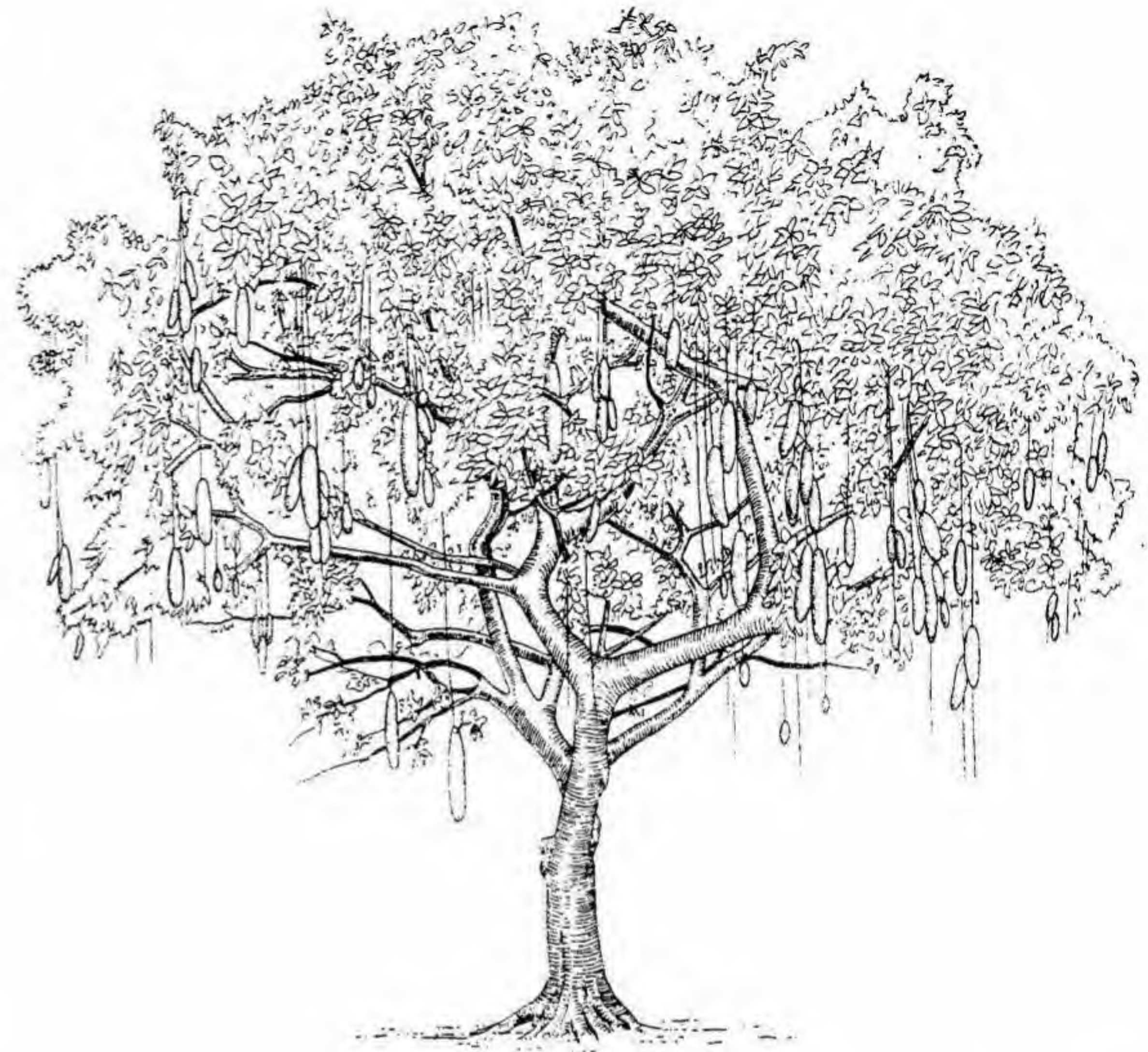


FIGURA 27-32 El árbol de las salchichas (*Kigelia*), con frutos pendiendo de largos pedúnculos. (Adaptado de *The Story of Pollination*, por B. J. D. Meeuse, copyright © 1961, The Ronald Press Company, Nueva York.)

QUIROPTEROFILIA

Actualmente se tienen datos sobre un número sorprendente de árboles tropicales que son polinizados por murciélagos. Pueden intervenir en esta labor dos tipos distintos de murciélagos; los murciélagos de las flores de América central y del sur están relacionados con los murciélagos insectívoros, mientras que los de África y de Asia están relacionados con los murciélagos frugívoros. Las flores quiropterófilas se abren al llegar el crepúsculo, tienen néctar abundante, su color es

poco llamativo y con frecuencia tienen un olor repulsivo como a ratón, que al parecer actúa como atrayente para sus visitantes. Como podía esperarse, las flores quiropterófilas están dispuestas de un modo que los murciélagos pueden llegar a ellas con facilidad. Las flores pueden estar colgando de largos pedúnculos, como ocurre en el árbol de las salchichas (*Kigelia*, figs. 27-32, 33); unidas al tronco del árbol, como en *Couroupita*; o en inflorescencias situadas fuera del follaje, como ocurre en algunos bananeros salvajes (*Musa*) y en *Freycinetia*, liana del sudeste de Asia.

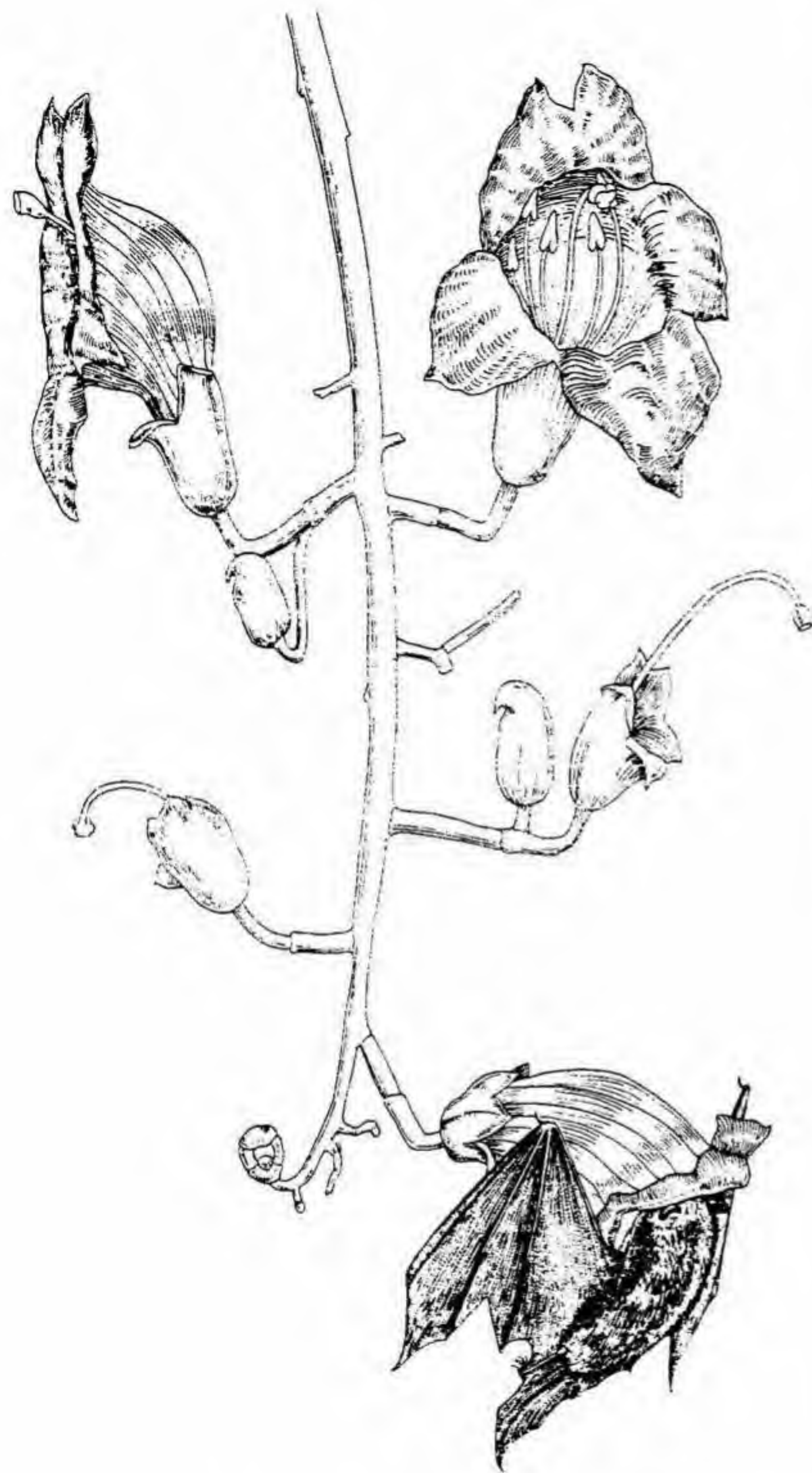


FIGURA 27-33 Flores quiropterófilas del árbol de las salchichas (*Kigelia*), x 0.5. (Adaptado de *The Story of Pollination*, por B. J. D. Meeuse, copyright © 1961, The Ronald Press Company, Nueva York.)

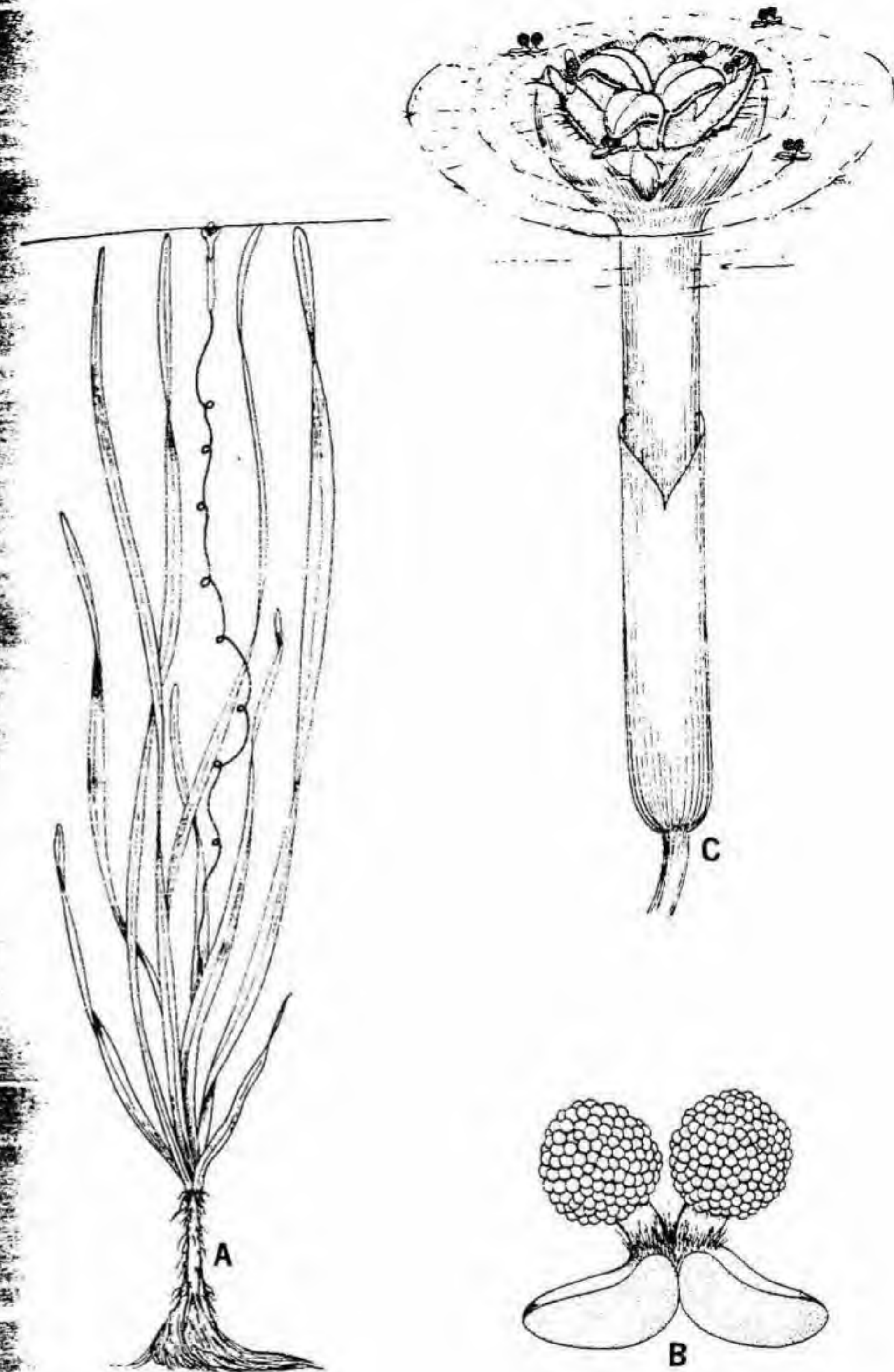


FIGURA 27-34 *Vallisneria americana*: A, planta femenina con una flor flotando en la superficie del agua, x 0,2; B, una flor masculina, x 5; C, flores masculinas en forma de barquitas, en el momento de establecer contacto con los estigmas, x 15. (B, según Gleason, con permiso del New York Botanical Garden.)

HIDROFILIA

Determinados hidrófitos que viven sumergidos (por ejemplo, *Ceratophyllum*) son monoicos; las flores provistas de ovarios se mantienen bajo el nivel del agua y las flores con estambres sueltan su polen a ella. El polen tiene el mismo peso específico que el agua, con lo cual puede dispersarse por ella; al final, algunos granos de polen establecen contacto con los estigmas. En la valisneria (*Vallisneria*, fig. 27-34) ha aparecido por evolución un dispositivo mucho más ingenioso. Se trata de una planta dioica; los capullos de las flores femeninas empiezan a formarse muy por debajo de la superficie del agua. A medida que van madurando, el pedicelo floral se hace muy alargado y espiralado y termina elevando la flor hasta la superficie del agua en donde flota. En este momento la flor se abre y queda, con sus estigmas recurvados, en una pequeña depresión que se forma en la superficie del agua. Las pequeñas flores masculinas, tienen solamente 1 mm de diámetro y se producen a centenares en una florescencia única. Cada flor está constituida por dos estambres rodeados por un perianto constituido por dos segmentos grandes y otro pequeño. La totalidad de la flor queda libre bajo el agua y poco a poco sale a flote a la superficie. Una vez allí se abre y el perianto se incurva para formar un pequeño trípode que aguanta el resto de la flor. Las flores masculinas se desplazan por la superficie del agua hasta que entran en contacto con una flor provista de óvulos y son atraídos al interior de la depresión formada por la tensión superficial. La polinización se efectúa cuando las flores con estambres se inclinan de modo que las anteras tocan los estigmas.

ALGUNOS CASOS PARTICULARES

Para poner de manifiesto hasta qué punto es elevado el grado de especialización para la polinización que se encuentra en algunas plantas, vamos a describir cuatro casos particulares. En todos ellos intervienen los insectos como agentes polinizadores, pero los mecanismos son muy distintos en cada caso.

Asclepiadáceas. En esta familia (fig. 27-31 D-F) las cinco anteras se encuentran soldadas en un anillo que rodea el gineceo, constituido por dos carpelos. Cada antera lleva un nectario en forma de copa que adopta una forma externa de cuerno. Existe una estrecha fisura vertical entre las anteras adyacentes, pero las masas de polen (poli-

nios) de estas anteras adyacentes están unidas entre sí por una cinta córnea o retináculo, que suele verse sin dificultad como una mancha oscura. Cuando un insecto se arrastra sobre la flor en busca del néctar, es probable que sus patas penetren al interior de la fisura que existe entre las anteras. Cuando el insecto intenta retirarlas, las sedas de su pata se agarran a la pinza, sacándola junto con los polinios fuera de los sacos polínicos. Entonces el insecto se marcha con una o más alforjas de polen como las descritas suspendidas de las sedas de sus patas. Si el insecto visita una flor de la misma especie, una cavidad en forma de embudo guía la caída de los polinios hasta el estigma, con lo cual la flor queda polinizada. En algunos casos los polinios no se separan de la pinza que los une, con lo cual el insecto queda atrapado. No es raro encontrar en una inflorescencia un cierto número de moscas muertas e incluso de abejas, atrapadas de esta forma.

Yuca (*Yucca*). Parece ser que existe una relación obligada entre la yuca y una pequeña mariposa nocturna, *Pronuba*. Las yucas que crecen fuera del área donde vive esta mariposa producen flores, pero nunca semillas. La mariposa, por otra parte, parece estar en completa dependencia con la yuca, como punto en donde pone los huevos. Las flores de todas las especies de yuca están dispuestas en grandes panículas. Son dependientes, de color crema pálido y con una forma ligeramente acampanada. Cuando los capullos se abren al atardecer, son visitados por hembras de *Pronuba* que penetran en las flores y recogen polen de las pequeñas anteras. Este polen es un poco pegajoso y con él el insecto fabrica una pequeña bolita apretada que conserva en el interior de piezas bucales especializadas. Después de recolectar todo el polen que es capaz de llevar, la mariposa va a otra flor, perfora la pared del ovario con su largo oviscapto y deposita una puesta de huevos entre los óvulos jóvenes. A continuación desciende por el estilo y empuja su pelotita de polen en la cavidad existente entre los lóbulos del estigma. Las larvas de la mariposa eclosionan en unos pocos días y viven sobre las semillas en desarrollo; cuando han completado su desarrollo se abren paso royendo la pared del ovario, descienden hasta el suelo y entran en fase de pupa hasta que las yucas florecen de nuevo. Aunque aproximadamente un 20 % de las semillas de la yuca son destruidas de esta forma, este es un bajo precio a pagar por un sistema de polinización tan eficaz.

Higueras (*Ficus*). Según se sabe actualmente, todas las especies del género *Ficus*, un género

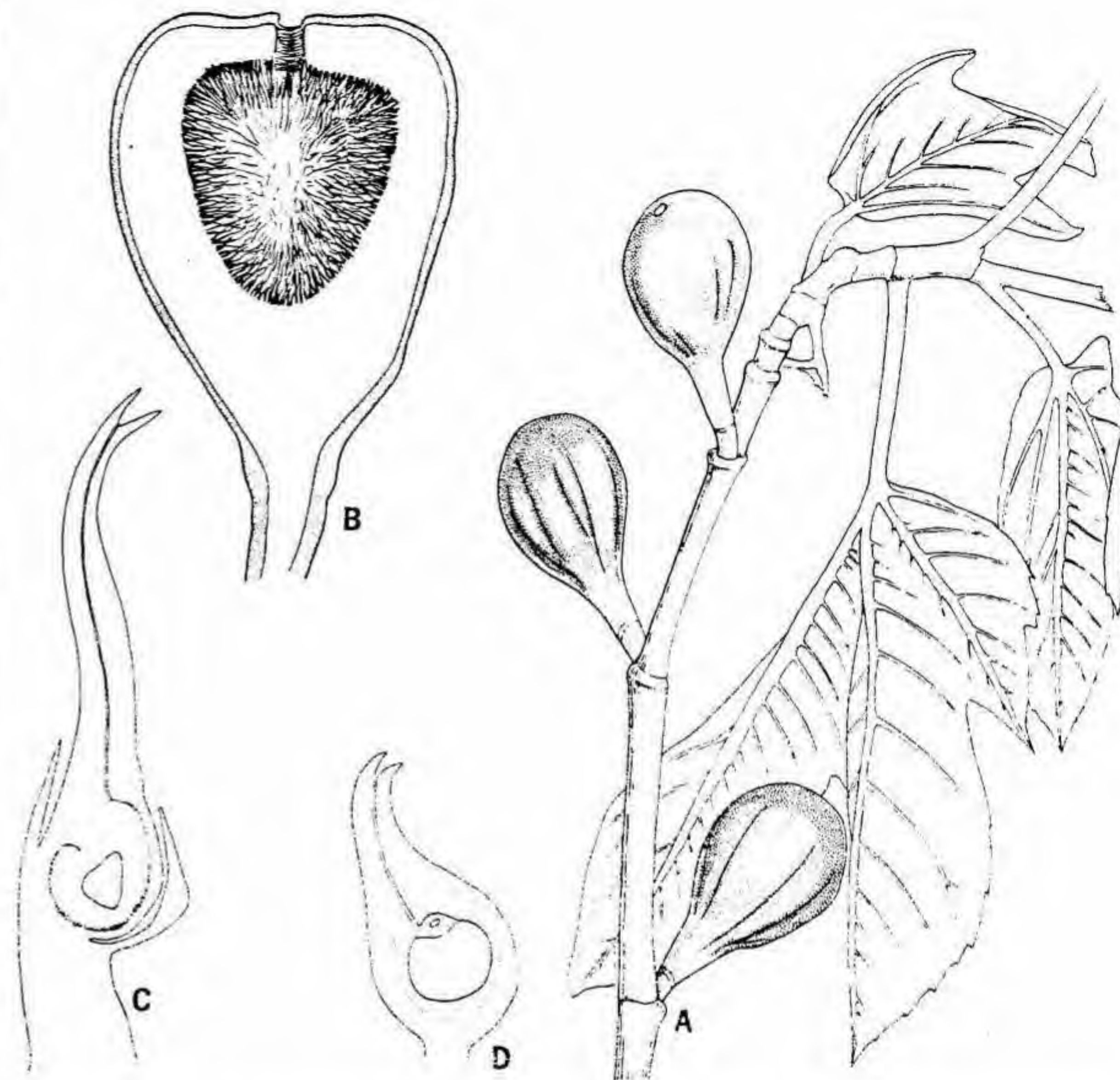


FIGURA 27-35 Higuera (*Ficus carica*): A, rama fructífera con siconos, X 1; B, un sicono cortado longitudinalmente, en el que puede verse el poro apical (las flores revisten el interior en forma de urna), X 2; C, flor femenina normal, X 10; D, flor galígena (flor femenina estéril), X 10. (B, según LeMaout y Decaisne; C, D, según Condit, con permiso de Hilgardia.)

tropical y subtropical extremadamente amplio, son polinizadas por pequeñas avispas de la familia de los calcídidos, pertenecientes a varios géneros. También aquí la interrelación es obligada y en algunos casos muy compleja. La higuera cultivada (*Ficus carica*), de Europa meridional, realiza la polinización con la ayuda de una sola especie de calcídido, *Blastophaga grossorum*, con un ciclo vital muy complicado (fig. 27-35). Como se ha dicho más arriba, los frutos de *Ficus* son estructuras

complejas constituidas por el eje aplanado de la inflorescencia que se convierte en una urna hueca e invertida, con un pequeño poro apical que la comunica con el exterior. El interior de esta urna está tapizado por las flores. *Ficus carica* es monoica y presenta tres generaciones de flores y de frutos cada año. La primera se forma en febrero y contiene flores con estambres que se forman principalmente alrededor del poro, con "flores-agalla" con óvulos pero abortadas, situadas más abajo. Las

flores-agalla tienen un ovario rudimentario incapaz de formar semilla. Los calcídidos hembra penetran en el sicono y depositan un huevo único en el óvulo de cada flor-agalla. Dentro de ella la larva eclosiona, se alimenta, crece y sufre la metamorfosis. Los calcídidos masculinos perforan la pared royéndola, penetran en el interior y localizan las flores-agalla que contienen hembras, perforan la pared del ovario y fecundan las hembras que se encuentran en él. Los machos mueren entonces sin salir del sicono. Pero esta vez el fruto ya está maduro, aunque sea duro y amargo, y las flores con estambres están liberando su polen. Las hembras grávidas salen de las flores-agalla y pasan por el poro del sicono, saliendo al exterior, quedando manchadas así de polen. Esta generación de calcídidos es muy sedentaria, vuela muy poco. Los calcídidos se arrastran sobre el árbol en busca de un sicono joven en que depositar sus huevos. Encuentran ya la segunda generación de higos que aparece a finales de mayo. Sin embargo, estos siconos contienen solamente flores ovuladas normales, con largos estilos; los calcídidos intentan en vano depositar sus huevos, y al hacerlo extienden el polen sobre los estigmas. Estos siconos, una vez maduros son carnosos y comestibles. Mientras tanto se desarrolla la tercera generación de frutos. Por fin las hembras logran penetrar en ellos y dejar sus huevos en las flores-agalla, que son las únicas. Allí pasan las larvas el invierno, y de allí salen al llegar la primavera para repetir el ciclo.

La higuera cultivada, con sus numerosas variedades, deriva del *Ficus carica* salvaje. De ella existen dos razas, la higuera y el cabrahigo, y se ha sabido desde hace muchísimo tiempo que ambas razas deben estar presentes para que se produzcan frutos. Aunque ambas razas producen tres generaciones de siconos cada año, el cabrahigo posee flores con estambres y flores-agalla; la higuera sólo posee flores ovulíferas. Esto significa que el cabrahigo es esencialmente masculino, y la higuera femenina. Tenemos aquí un caso muy singular en el cual una planta salvaje monoica se ha cambiado por selección en una forma cultivada dioica. Cuando la variedad Smyrna de higuera, fue introducida por primera vez, fue necesario introducir el cabrahigo y la *Blastophaga* para obtener cosechas de higos. Ciertas variedades de higuera originan frutos carnosos y comestibles partenocárpicamente. Sin embargo, estos no se conservan bien y no pueden ser desecados; los higos secos del comercio siempre contienen "semillas" abortadas.

Orquídeas. Los mecanismos florales de las orquídeas con toda su variedad han atraído pode-

rosamente la atención desde los tiempos de Charles Darwin, quien publicó por primera vez una amplia monografía sobre el tema. Aunque el principio general del mecanismo de polinización es idéntico en la gran mayoría de las orquídeas, en el detalle no existen dos especies exactamente iguales. Las flores de las orquídeas están altamente especializadas en relación con los insectos que las visitan, hasta el punto de que en algunos casos las flores atraen sólo los machos de una determinada especie de insectos y sólo son visitadas por ellos. Las flores presentan un extraordinario número de variaciones sobre un tema morfológico básico (fig. 27-36). La característica especial de la corola consiste en que el pétalo medio suele tener un gran tamaño, o bien estar modificado para formar el labio o labelo. El androceo está reducido a uno o dos estambres funcionales y se une a una extensión del gineceo para formar la columna. El polen es granular y en general los granos están unidos entre sí por filamentos de una sustancia viscosa para formar dos polinios, la parte basal de los cuales está con frecuencia reducida a un pedúnculo filamentoso, la caudícula. También el estigma está muy modificado. En *Cypripedium* los tres lóbulos estigmáticos son funcionales, pero con mayor frecuencia sólo los dos lóbulos traseros son receptores. El tercero es estéril y está transformado en un pequeño pico, el rostelo, que se encuentra bajo las anteras y entre los estigmas funcionales. En los géneros muy especializados, el rostelo es parte integrante de los polinios, y se modifica transformándose en un disco pegajoso al cual quedan fijas las caudículas. Muchas flores de orquídeas están provistas de un espolón que contiene néctar para la atracción de insectos. El visitante aterriza sobre el labelo, que está dispuesto de modo que la cabeza del insecto entre en contacto con el disco pegajoso o retináculo. Cuando el insecto retira su cabeza de la flor los polinios quedan pegados a ella y son transportados como un par de cuernos. Al secarse las caudículas, se inclinan hacia delante, tomando una posición adecuada para tocar los estigmas de la próxima flor visitada.

TAXONOMIA

En el transcurso de los 150 000 000 de años, aproximadamente, durante los cuales los antófitos han estado evolucionando, han divergido enormemente a partir del grupo antecesor inicial. Si son de origen monofilético o polifilético es una cuestión filosófica muy interesante e importante, pero no es una de las que podamos tratar en este estu-

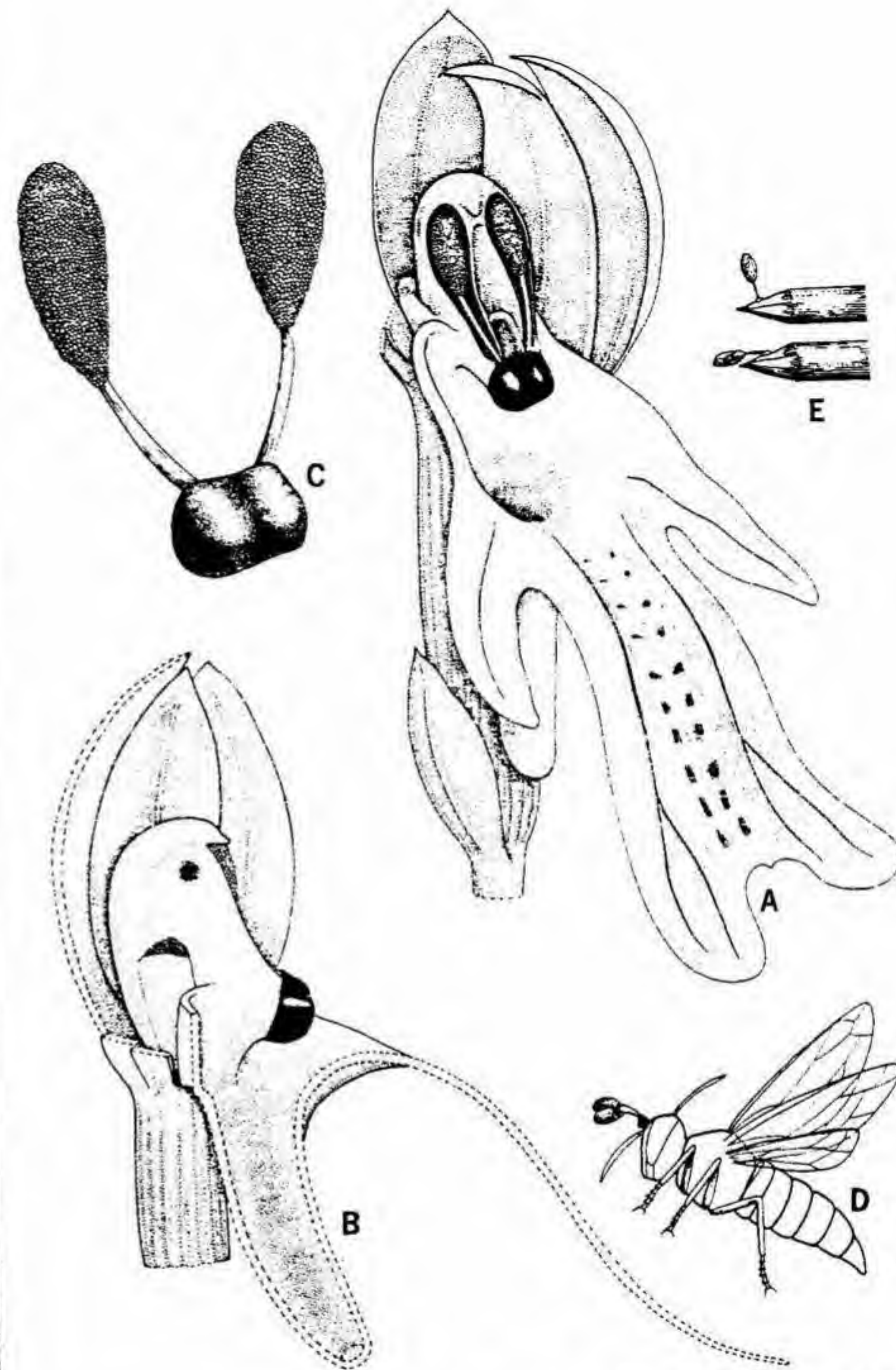


FIGURA 27-36 *Orchis militaris*: A, aspecto de una flor con un sépalo y un pétalo arrancados para mostrar la columna central constituida por soldadura del androceo y del gineceo (obsérvense el labelo y el espolón), x 6; B, corte sagital semiesquemático, donde puede verse el lóbulo estigmático funcional lateral, con el lóbulo estigmático estéril, modificado formando un rostelo (que se encuentra entre los dos polinios), x 6; C, par de polinios, con sus caudículas y su retináculo, x 15; D, un insecto con dos polinios fijados a la parte frontal de su cabeza por el retináculo, x 2; E (arriba) aspecto de los polinios inmediatamente después de su fijación; (abajo) polinios dirigidos hacia delante debido a la deshidratación desigual de las caudículas, x 5. (E, según Darwin.)

dio. Las plantas con flores actuales presentan una diversidad extraordinaria de forma y de características. En diversas ocasiones y por causas distintas, el hombre ha intentado poner un cierto orden en este caos imaginando esquemas de modificación. A medida que el interés por las plantas ha variado, y conforme se ha ido allegando más y más información sobre ellas a nuestro conjunto de conocimientos comunes, un método de clasificación ha sustituido a otro. Los diversos sistemas de clasificación empleados o propuestos nos brindan la historia de uno de los aspectos de la filosofía botánica.

En las páginas que siguen no se realiza ningún intento de presentar, ni a grandes rasgos, la flora de antófitos de un continente particular, como Norteamérica. En su lugar se han seleccionado un cierto número de órdenes y familias, entre las más importantes, para dar al lector con una breve descripción de ellos, una apreciación de las características sistemáticas de las plantas con flores. Se han propuesto clasificaciones muy diversas de las fanerógamas. En la actualidad, los taxónomos están más o menos divididos en sus puntos de vista acerca de las interrelaciones probables entre ciertos órdenes y familias; existen incluso escuelas opuestas por su opinión acerca de los límites de ciertos taxones superiores. En determinados casos, es materia debatible la fijación exacta de los límites. Sin embargo, es dudoso que exista ningún taxónomo moderno satisfecho con el conjunto de familias que se utiliza todavía normalmente en la mayoría de las floras y de los textos. Para la gran mayoría de las plantas fanerógamas actuales carecemos de conocimientos directos acerca del curso de su historia evolutiva. En general, el registro fósil de los antófitos es demasiado fragmentario para poder construir nada sobre él, y por ello podemos solamente emitir teorías acerca de sus posibles conexiones filogenéticas. En muy pocos casos el registro fósil es suficientemente completo para extraer de él una buena idea de la evolución. Hutchinson, Takhtajan, Cronquist, han propuesto considerables modificaciones en su intento de integrar en una estructura coherente los datos actuales procedentes de las principales nuevas líneas de investigación (fig. 27-37). La secuencia de órdenes que seguiremos es la de Hutchinson; en la mayoría de los casos se describe una sola familia de cada orden.

CLASE DICOTILEDONEAS

ORDEN MAGNOLIALES. Este orden, enteramente constituido por géneros leñosos, se conside-

ra en general como el más primitivo entre las dicotiledóneas actuales. Las flores suelen ser completas, aunque pueden ser unisexuales cuando el perianto ha sufrido una reducción. Las piezas florales son libres, los estambres y los carpelos son con frecuencia numerosos y los ovarios son súperos. Este orden tiene una distribución principalmente centrada sobre la región templada norte.

Familia magnoliáceas. La familia magnoliáceas comprende sólo árboles y arbustos. Las hojas, simples y alternas, pueden ser caducas o perennes. Las estípulas suelen ser grandes y pueden estar plegadas, protegiendo los propágulos jóvenes. Las flores son actinomorfas y viscosas; el perianto no siempre está bien diferenciado en cáliz y corola. Con frecuencia existen tres sépalos, y pueden haber de seis a más pétalos. Los numerosos estambres y carpelos separados están dispuestos en espiral sobre un receptáculo alargado.

Esta familia se extiende ampliamente por la zona templada norte y la zona tropical. Muchas especies de *Magnolia* se cultivan y la madera del tulipero (*Liriodendrum*) se emplea en ebanistería y en carpintería.

ORDEN ROSALES. Este orden comprende árboles, arbustos y plantas herbáceas, con hojas alternas, normalmente estipuladas. Las flores son actinomorfas y dialipétalas. Los estambres son principalmente libres, periginos o epiginos. Los carpelos son libres, o diversamente soldados, y en este caso el ovario es con frecuencia infero. Este orden se encuentra principalmente en la región templada norte.

Familia rosáceas. En esta familia, las hojas pueden ser de varios tipos, ya sean simples o compuestas, algunas veces con dientes rematados por una glándula. Las estípulas son con frecuencia adnadas sobre el pecíolo. Por regla general, las flores son completas, principalmente con cinco sépalos y cinco pétalos y con numerosos estambres libres. Los carpelos pueden variar desde uno a muchos y pueden ser libres o diversamente soldados. Esta gran familia es notable por la gran variedad de sus frutos, entre los cuales se encuentran aquenios, folículos, drupas y pomos.

Aunque pertenece principalmente a la región templada norte, la familia de las rosáceas tiene una distribución cosmopolita. Esta familia nos brinda muchos de nuestros más atractivos frutos, tales como las manzanas (*Malus*); peras (*Pyrus*); cerezas, ciruelas, melocotones, albaricoques (diversas especies de *Prunus*); frambuesas, zarzamoras (diversas especies de *Rubus*); fresas (*Fragaria*); y níspe-

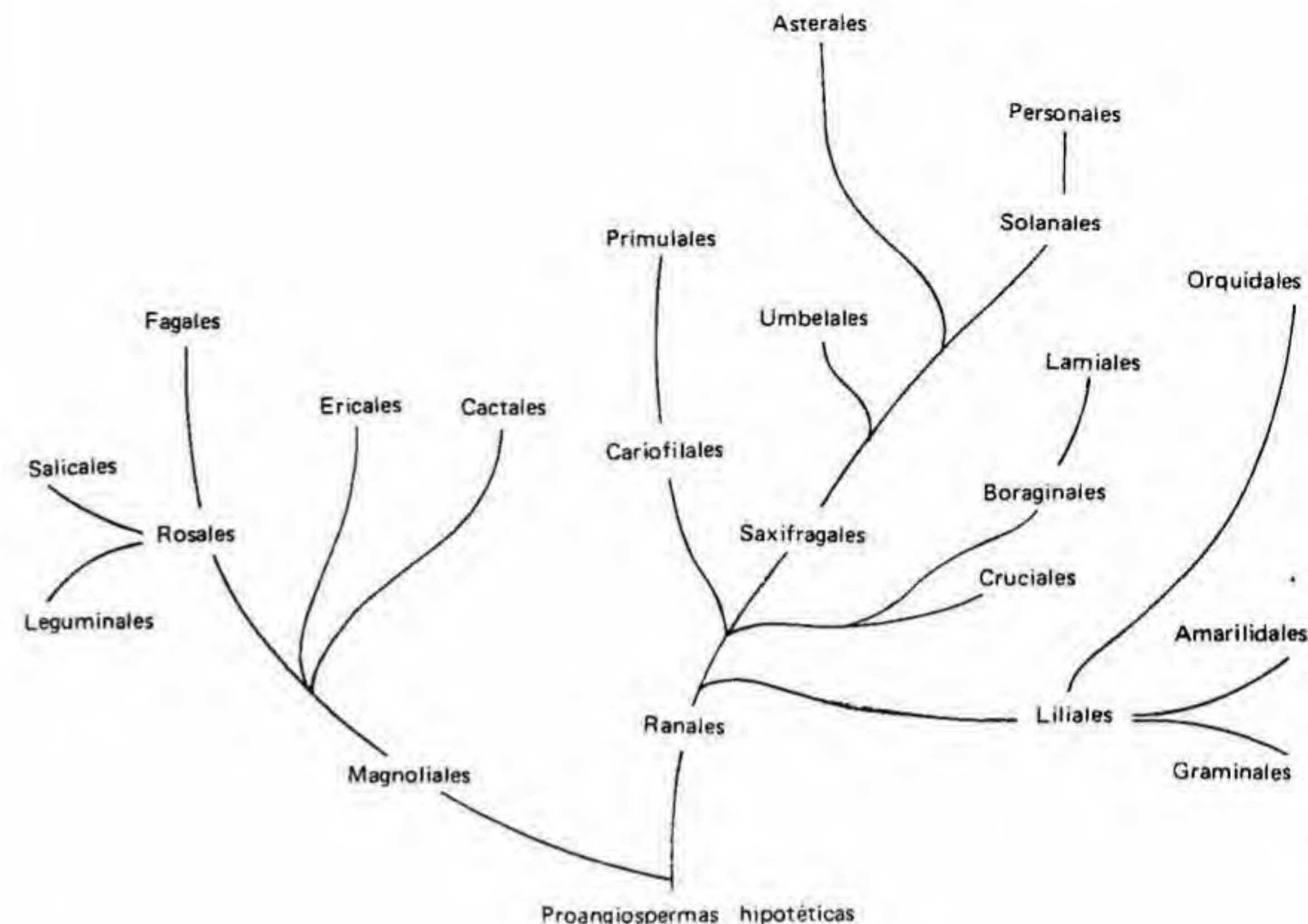


FIGURA 27-37 Esquema donde aparecen la filogenia probable y las interrelaciones entre ciertos órdenes de los antófitos. (Basado en Hutchinson.)

ros (*Eriobotrya*). Las rosáceas también comprenden algunas de las plantas ornamentales más importantes de las regiones templadas, tales como la rosa (*Rosa*), *Spiraea*, el espino de fuego (*Pyracantha*), *Cotoneaster*, (*Exocorda*), membrillero del Japón (*Chaenomeles*), cerezos ornamentales (*Prunus*) y muchos otros.

ORDEN LEGUMINALES. Es este otro orden de árboles, arbustos y plantas herbáceas con hojas simples o pinnado-compuestas. Pueden haber o no estípulas. Las flores pueden ser de actinomorfas a zigomorfas, con los pétalos libres o más o menos soldados. Los estambres pueden ser numerosos o estar en pequeño número, libres o ligeramente soldados y frecuentemente diadelfos. El carpelo, único, es súpero. Los frutos son legumbres pero pueden ser indehiscentes. Este orden tiene su área extendida por todo el mundo y un cierto número de taxónomos modernos lo colocan aparte de las rosales. Cuando se coloca dentro del orden rosales, sus

tres familias se consideran como subfamilias de la familia leguminosas. Sin embargo, los miembros de las leguminosas se sitúan actualmente en la familia papilionáceas dentro del orden leguminales.

Familia papilionáceas. Las flores de esta familia son marcadamente zigomorfas, con los dos pétalos anteriores frecuentemente soldados para formar la "quilla". El cáliz está constituido por cinco sépalos fusionados en un tubo. Por regla general, existen diez estambres monadelfos o diadelfos. En la mayoría de los géneros el carpelo único produce una legumbre típica, pero en algunos casos el fruto es indehiscente, o puede estar articulado (un lomento), para acabar rompiéndose en partes que contienen una semilla cada una.

A esta familia, la mayor del orden, pertenecen la mayoría de las legumbres de las regiones templadas. Económicamente, las papilionáceas constituyen una de las familias más valiosas. Entre sus importantes componentes se encuentran, el guisante (*Pisum*), el cacahuete (*Arachis*), las habichuelas

(*Phaseolus*), las lentejas (*Lens*), la soja (*Glycine*), el trébol (*Trifolium*), el haba (*Vicia*), la alfalfa (*Medicago*) y el meliloto (*Melilotus*). Tintes, gomas y valiosas maderas se obtienen a partir de otros géneros.

ORDEN SALICALES. Es un orden de árboles o arbustos de hojas sencillas provistas de estípulas. Las flores son unisexuales y están dispuestas en amentos erectos o colgantes. Los sépalos faltan o están muy reducidos, y no hay pétalos; los estambres varían en número, de dos a muchos.

Familia salicáceas. Las hojas de esta familia son alternas y caducas. Las estípulas son bastante variadas, algunas veces pequeñas y caedizas, en otros casos adquieren aspecto foliáceo y son persistentes. Todas las especies son dioicas. Las flores se agrupan en densas inflorescencias que, con frecuencia, aparecen antes que las hojas. Cada flor se encuentra en la axila de una bráctea membranosa. El cáliz falta o puede estar representado por un pequeño disco en forma de copa. Los estambres son libres; el gineceo está constituido por de dos a cuatro carpelos soldados en un ovario súpero. El fruto, capsular, se abre mediante valvas para liberar numerosas semillas muy pequeñas, con muchos pelos finos que parten del funículo. Esta familia comprende sólo dos géneros (*Salix* y *Populus*). Tiene una distribución mundial, exceptuando Australia y el Archipiélago Malayo.

ORDEN FAGALES. Este orden comprende arbustos y árboles con hojas simples y estipuladas. Las especies son monoicas. Las flores se disponen en amentos erectos o colgantes, o bien la inflorescencia femenina está en algunos casos reducida a espiga en forma de cono. El cáliz flata o está muy reducido, aunque las flores ovulíferas están con frecuencia rodeadas por un involucro de brácteas. Los estambres varían desde dos a muchos, y el ovario es infero o desnudo.

Familia betuláceas. Esta familia comprende árboles y arbustos con hojas claramente nerviadas en forma pinnada y provistas de bordes aserrados. Las flores estaminíferas se agrupan en amentos colgantes que suelen desarrollarse en el otoño anterior. Estas flores tienen un cáliz membranoso constituido por cuatro piezas y dos o cuatro estambres provistos de filamentos cortos. Las flores ovulíferas se encuentran en inflorescencias amentáceas cilíndricas, de varios tipos. Las flores ovulíferas carecen enteramente de perianto, por lo cual el ovario es desnudo. El gineceo tiene dos estilos. El fruto característico es una pequeña núcula o una sámara.

Es ésta una pequeña familia de la zona templada norte que comprende dos géneros, *Betula* y *Alnus*. Varias especies de *Betula* proporcionan tablas de madera dura.

Familia fagáceas. Esta familia comprende árboles con hojas perennes o caducas. Estas hojas son simples y pueden ser enteras o diversamente lobuladas o sectas en forma pinnada. Las flores estaminíferas se encuentran en espigas erectas o amentiformes; el cáliz suele ser tetra o hexalobulado; y los estambres varían desde 4 a 40. Las flores ovulíferas se encuentran en disposición solitaria dentro de un involucro. El cáliz, que es lobulado, se encuentra aplicado sobre el ovario infero. El fruto es una núcula; el involucro endurecido puede quedar como una copa en la base del fruto, o éste puede quedar completamente encerrado dentro del involucro.

Los miembros de esta familia desempeñan con frecuencia un papel muy notable en los bosques templados y subtropicales. El género *Nothofagus* es muy importante en las regiones templadas del sur con excepción de Sudáfrica en donde la familia falta por completo. Económicamente esta familia es importante como fuente de maderas duras valiosas, y el corcho del comercio se obtiene a partir de la corteza del alcornoque (*Quercus suber*). Algunos géneros de la zona templada norte son los robles y encinas (*Quercus*), el haya (*Fagus*) y el castaño (*Castanea*).

ORDEN CACTALES. El orden cactales posee plantas suculentas leñosas o con frecuencia muy espinosas. Las piezas florales, excepción hecha de los carpelos, son numerosas y están dispuestas en varias series. Los carpelos están en número de tres a muchos; el ovario es infero y el fruto es una baya.

Familia cactáceas. Esta familia comprende arbustos y plantas herbáceas de aspecto y tamaño muy diverso. Normalmente las hojas están muy reducidas. Las flores, que son actinomorfas, son solitarias y completas. Los sépalos petaloideos y los pétalos son epíginos y están dispuestos en varias series. Los estambres son muy numerosos. El gineceo tiene tantos estigmas como carpelos. El fruto es con frecuencia espinoso o provisto de sedas rígidas y contiene un gran número de semillas.

Se trata de una familia exclusiva del Nuevo Mundo. Aunque las especies son típicamente plantas de los desiertos cálidos, algunas de ellas se encuentran en bosques y unas pocas se extienden al norte dentro del Canadá hasta la latitud de 55°N. Muchas especies se han naturalizado en países

templados cálidos, convirtiéndose con frecuencia en invasiones perjudiciales de importancia considerable.

ORDEN ERICALES. Las ericales son principalmente arbustos, pero unas pocas son árboles o plantas herbáceas. Algunas son epifíticas, algunas parásitas y algunas saprofíticas. Sus hojas son sencillas, algunas veces reducidas a escamas. No existen estípulas. Las flores, actinomorfas o ligeramente zigomorfas, son normalmente completas y por regla general tienen los pétalos soldados; los estambres se encuentran normalmente en número doble del de las piezas de la corola. Las anteras se abren con frecuencia mediante poros terminales. Se trata de plantas de las regiones templadas y de las regiones montañosas de los trópicos.

Familia ericáceas. Esta familia está constituida por arbustos de una gran variedad de tamaños; algunos llegan a ser árboles. Las hojas, simples y alternas, son normalmente perennes. El cáliz es persistente, la corola está constituida la mayoría de veces por pétalos soldados, es hipógina, y está implantada sobre un disco carnoso. Con frecuencia las anteras tienen apéndices y se abren por poros. El ovario es súpero y el fruto puede ser una cápsula o una baya.

Las ericáceas constituyen una familia ampliamente distribuida, con una gran concentración de especies de *Erica* en África del Sur, y de *Rhododendron* en el Oeste de China. Muchos componentes de esta familia son apreciados como plantas ornamentales, incluyendo en ellas especies de géneros bien conocidos como *Erica* (brezo), *Rhododendron* (incluyendo las azaleas), *Kalmia* (laurel de montaña), *Arctostaphylos* (uva de oso), *Calluna* (brezo pequeño), *Gaultheria* (pirola), y *Arbutus* (madroño).

ORDEN RANALES. Los géneros de las ranales son básicamente herbáceos y, a lo sumo, plantas poco lignificadas. Sus hojas son alternas, raramente opuestas y pueden ser simples o muy divididas. Las flores son completas y en general hipóginas. La disposición de las piezas florales es claramente espiral, rara vez completamente cíclica. Estas piezas son casi siempre numerosas y libres, con el perianto con frecuencia no diferenciado en cáliz y corola. Este orden cosmopolita es más raro en los trópicos.

Familia ranunculáceas. Esta familia está constituida por plantas herbáceas provistas de hojas alternas que parten de las raíces; o bien por arbustos o plantas trepadoras provistas de hojas opuestas,

con frecuencia compuestas y de tallos leñosos poco lignificados, con amplios radios medulares. Las flores son completas, raramente unisexuales, generalmente actinomorfas y en algunos casos recubiertas por un involucro de una o más hojas. Los estambres son numerosos y libres; los carpelos son normalmente numerosos, raramente pocos o uno solo, y están implantados sobre un receptáculo globular o más o menos alargado. Los frutos son principalmente aquenios, raramente en forma de baya.

Las especies de esta familia se encuentran principalmente en las regiones templadas del hemisferio norte, con pocos representantes en los trópicos y en el hemisferio sur. A las ranunculáceas pertenecen algunas plantas de jardín muy bellas, tales como *Ranunculus* (botón de oro), *Anemone*, *Hepatica* y *Clematis*.

ORDEN CRUCIALES. La mayoría de los géneros de este orden son plantas herbáceas, pero en algunos casos están algo lignificadas. Los sépalos y los pétalos se encuentran en número de cuatro, y normalmente presentan seis estambres y dos carpelos. La única familia situada en este orden se incluye también, con frecuencia, en el de las readales.

Familia crucíferas. Unos pocos géneros de esta familia son ligeramente arbustivos, pero en su gran mayoría son plantas herbáceas, anuales o perennes. Su superficie está frecuentemente recubierta por pelos bifurcados o estrellados. Las flores son completas, principalmente dotadas de simetría radial, y dispuestas en una inflorescencia racemosa. Normalmente existe un par de estambres largos y dos pares de estambres más cortos. El ovario, súpero, está constituido por dos carpelos soldados. En la mayoría de los casos, el fruto pertenece a un tipo especial de cápsula que realiza la dehiscencia según dos valvas.

Las crucíferas tienen una distribución cosmopolita, pero son particularmente frecuentes en las regiones templadas norte. Muchos géneros están caracterizados por un olor y sabor pimentados. Gran número de verduras importantes en la alimentación se extraen del género *Brassica*, como la col, coliflor, coles de Bruselas, brócoli, naba de Suecia y nabo. A partir de las semillas de *Brassica*, se obtienen también aceites. Muchos de los géneros de esta familia se cultivan como plantas ornamentales, como *Matthiola* (alhelí), *Iberis* (carraspique), *Cheiranthus* (alhelí amarillo), *Hesperis* (juliana) y *Lobularia* (mastuerzo marino).

ORDEN CARIOFILALES. Comprende principalmente plantas herbáceas, en algunos casos lige-

ramente carnosas. Las hojas son principalmente opuestas o verticiladas. Las flores son completas y varían desde hipóginas a periginas, normalmente actinomorfas. Los pétalos no siempre están presentes. El gineceo está constituido por carpelos soldados, con placentación axilar o central y libre.

Familia cariofiláceas. Esta familia comprende plantas herbáceas anuales o perennes con hojas simples, enteras y opuestas, y los nudos con frecuencia hinchados. Las flores son solitarias o agrupadas en cimas. El cáliz está constituido principalmente por cinco sépalos, que pueden estar soldados por la parte basal para formar un tubo. Los pétalos están en el mismo número que los sépalos; pueden ser grandes y bien visibles, o relativamente pequeños, e incluso faltar. El ovario, compuesto y súpero, es unilocular y tiene placentaciones central y libre. El fruto es una cápsula que se abre por valvas o por dientes apicales.

Las cariofiláceas se encuentran principalmente en las regiones templadas septentrionales. Muchos géneros se cultivan como plantas ornamentales; entre los mejor conocidos están *Dianthus* (claveles), *Gypsophila* (jabonera), *Silene* (papamoscas) y *Lychnis*.

ORDEN PRIMULALES. Este orden de géneros herbáceos está caracterizado por las flores con corola de cinco pétalos soldados, con frecuencia con un aspecto más o menos en paraguas. Los estambres están insertos en el tubo de la corola y opuestos a los lóbulos. El ovario, unilocular, es súpero y con placentación basal.

Familia primuláceas. Las hojas de esta familia pueden estar dispuestas en rosetas o en posiciones diversas sobre el tallo. Las flores, actinomorfas, aparecen en las axilas de brácteas. Aunque las flores suelen ser hermafroditas, con frecuencia las hay de dos clases, que difieren principalmente por la longitud del estilo, dispositivo que favorece la polinización cruzada. El fruto es en cápsula y entra en dehiscencia de modos diversos.

Los componentes de las primuláceas se encuentran principalmente en las regiones templadas septentrionales; son raros en los trópicos y en el hemisferio sur. Muchos de los géneros de esta familia son cultivados, por ejemplo, *Primula*, *Dodecatheon* (estrella fugaz), *Cyclamen* y *Androsace*.

ORDEN SAXIFRAGALES. Es esta una familia de plantas herbáceas con hojas de tipos y disposición diversos. Las flores son normalmente actinomorfas y principalmente periginas. El androceo está constituido por un número definido de estam-

bres libres. Los carpelos pueden ser libres o soldados entre sí en grado variable. La placentación es axial.

Familia saxifragáceas. Esta familia de plantas herbáceas presenta hojas alternas y carentes de estipulas. Las flores bisexuales están constituidas de modo típico por cinco sépalos y cinco pétalos periginos, con de cinco a diez estambres insertos junto con los pétalos. Los carpelos están normalmente soldados por la parte inferior, con los estilos libres. El fruto es una cápsula. Esta familia, que se encuentra en regiones frías y templadas, comprende un cierto número de plantas de jardín, en especial *Saxifraga*, *Astilbe*, *Heuchera*, *Bergenia* y *Rogersia*.

ORDEN UMBELALES. Las umbelales son principalmente plantas herbáceas, aunque raramente pueden lignificarse en parte. Los tallos son con frecuencia estriados o acostillados y tienen una gran medula blanda. Las hojas poseen una base del peciolo muy ancha. Las flores se disponen en umbelas, y el fruto es un esquizocarpo que consta de dos partes.

Familia umbelíferas. Las hojas de la familia umbelíferas están la mayoría de veces profundamente divididas. La base del peciolo es normalmente muy abierta, hasta envainar el tallo. Las flores, actinomorfas y bisexuales, están dispuestas en umbelas simples o compuestas, raramente en capítulos. El cáliz está soldado con el ovario con solamente dos lóbulos libres, que pueden ser muy pequeños o incluso faltar. La corola está constituida por cinco pétalos libres epiginos, que están principalmente inflexos en el botón floral. Los filamentos de los cinco estambres están también inflexos en el interior del capullo. El ovario, infero, es bilocular, con dos estilos con frecuencia hinchados y extendidos en su base. El fruto seco está constituido por dos mericarpos que con frecuencia quedan suspendidos de la parte apical del eje central del esquizocarpo. Los mericarpos están con frecuencia marcadamente acostillados.

Las umbelíferas se encuentran principalmente en regiones templadas, pero en los trópicos pueden encontrarse en las montañas (fig. 27-38). Gran parte de los miembros de esta familia son plantas aromáticas debido a la presencia de aceites en las hojas y en los frutos. Algunas de ellas son plantas comestibles, como *Daucus* (zanahoria), *Apium* (apio) y *Pastinaca* (chirivía); otras se emplean como plantas aromatizantes en artes culinarias, como *Carum* (alcaravea), *Foeniculum* (hinojo), *Pimpinella* (anís) y *Anethum* (eneldo); unas pocas son venenosas, como *Conium* (cicuta venenosa), *Cicuta*

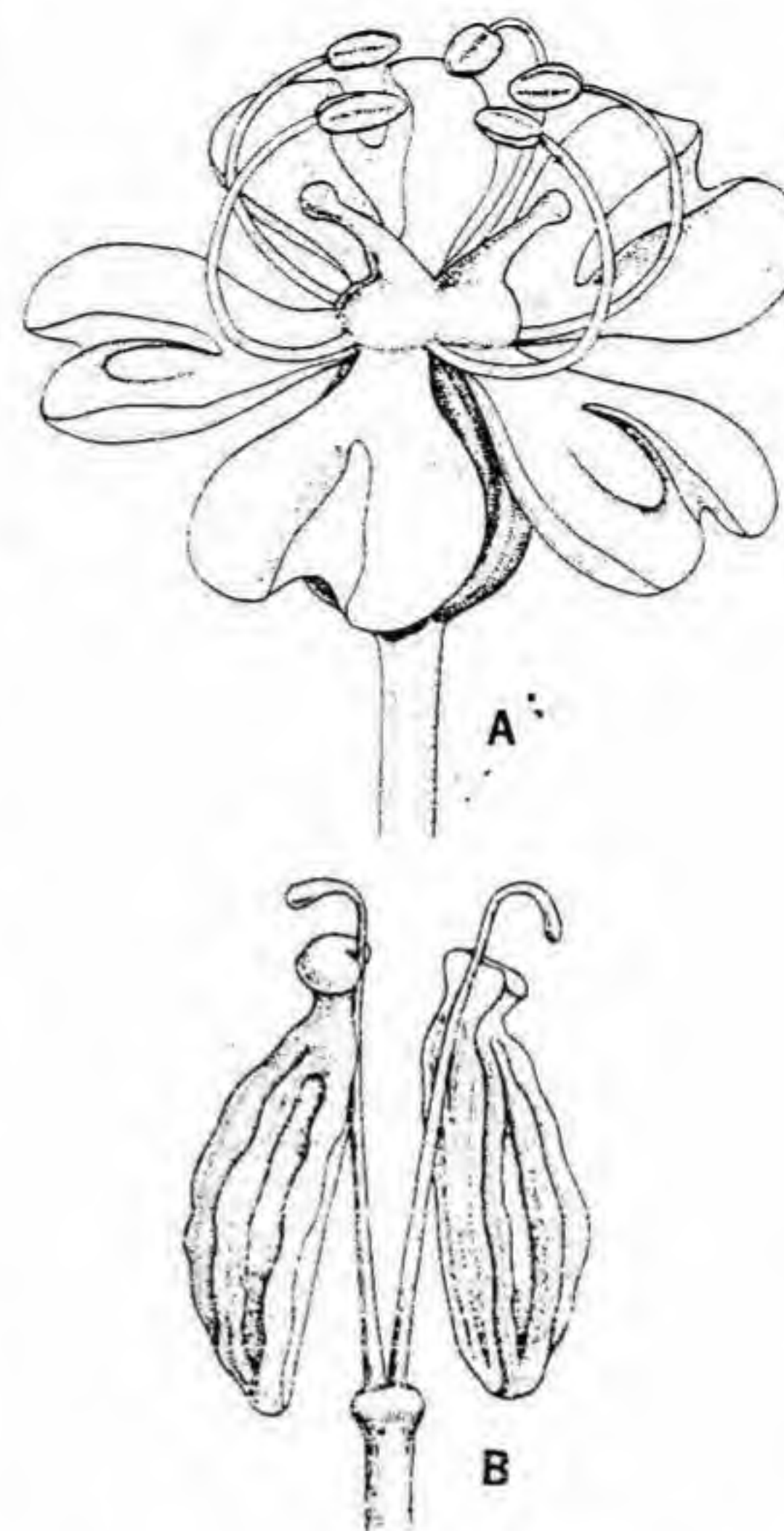


FIGURA 27-38 *Conium maculatum* (umbelíferas): A, flor, x 15; B, fruto, x 5.

(cicuta de agua) y *Aethusa* (perejil de perro o cicuta menor).

ORDEN ASTERALES. Las asterales comprenden desde plantas herbáceas hasta plantas leñosas, incluso árboles. Las hojas tienen una disposición muy variada. Sin embargo, carecen de estipulas. La inflorescencia es en capítulo, rodeado por un involucro de brácteas. En un mismo capítulo pueden encontrarse dos tipos de flores. Las anteras están soldadas formando un tubo, mientras que sus filamentos permanecen unidos. El ovario es infero.

Familia compuestas. Esta familia comprende plantas herbáceas y arbustivas, raramente árboles y plantas trepadoras. Las flores pueden ser comple-

tas o unisexuales; con frecuencia, en un mismo capítulo se encuentran flores ovulíferas y flores completas. Las primeras son con frecuencia zigomorfas, con corola en forma de cinta, mientras que las últimas son actinomorfas y están provistas de corolas tubulosas. El cáliz está muy modificado, y frecuentemente está reducido a una corona o papo de fibras capiliformes. El fruto característico, originado por el ovario infero es una cipsela, algunas veces confundida con un aquenio. La familia de las compuestas, tiene una distribución mundial y está representada en casi todos los hábitats. Otras familias de este grupo tienen gran importancia económica, pero las compuestas se consideran normalmente como la familia más amplia de las fanerógamas. Existen en ella géneros que proporcionan plantas comestibles, como *Lactuca* (lechuga), *Cynara* (alcachofa), *Helianthus* (aguaturma y girasol), *Tragopogon* (salsifi) y *Cichorium* (endivia y escarola). Ciertas artemisias (*Ambrosia*) están entre los causantes más importantes de la fiebre del heno. Un cierto número de géneros son malas hierbas. Entre las plantas ornamentales encontramos géneros como *Chrysanthemum*, *Coreopsis*, *Dahlia*, *Zinnia*, *Aster*, *Callistephus* (aster de China) y *Senecio* (cineraria).

ORDEN SOLANALES. Los miembros de este orden son principalmente plantas herbáceas y trepadoras. Su corola es actinomorfa; el ovario es súpero, con frecuencia bilocular y placentación axial.

Familia solanáceas. La familia solanáceas comprende plantas herbáceas y leñosas. Las flores son completas, con un cáliz persistente que consta de cuatro a seis piezas. La corola está constituida por cinco pétalos soldados, con cinco estambres insertos sobre el tubo de la corola alternando con las piezas de ésta. El ovario tiene dos lóbulos, con óvulos axiales muy numerosos. El fruto es una cápsula o una baya.

Esta familia se encuentra generalmente distribuida por las regiones templadas y tropicales. Comprende un cierto número de géneros útiles como *Solanum* (patata), *Lycopersicum* (tomates), *Nicotiana* (tabaco) y *Capsicum* (guindilla, pimienta, pimentón, chile, cayena). Un cierto número de géneros se cultivan como plantas ornamentales, como *Petunia*, *Schizanthus*, *Nicotiana*, *Salpiglossis* y *Solanum*. Un cierto número de ellas son plantas medicinales: *Hyoscyamus* (beleño), *Atropa* (belladona) y *Datura* (estramonio).

ORDEN PERSONALES. Este orden tiene muchas características en común con este último,

excepción hecha de la corola, que es siempre más o menos zigomorfa, y de los estambres que se encuentran en número inferior (con frecuencia cuatro o incluso dos) al de las piezas de la corola.

Familia escrofulariáceas. Los miembros de las escrofulariáceas son principalmente plantas herbáceas, pero pueden ser también arbustos o incluso árboles. Las flores son completas y zigomorfas. La corola está constituida por pétalos soldados, y normalmente tiene de cuatro a seis piezas, con frecuencia distribuidas en dos labios. Normalmente existen dos pares de estambres, o puede haber sólo uno; están insertos sobre el tubo de la corola. El ovario es súpero y comprende dos lóculos y numerosos óvulos axiales. Normalmente, el fruto es una cápsula, raramente una baya. Las escrofulariáceas, de amplia distribución, comprenden un cierto número de plantas ornamentales como *Penstemon*, *Verbascum* (verbasco), *Linaria*, *Mimulus*, *Antirrhinum* (conejos), *Veronica* y *Calceolaria*.

ORDEN BORAGINALES. Este orden comprende plantas herbáceas con corolas normalmente actinomorfas y estambres adherentes al tubo de la corola. El gineceo está constituido por dos carpelos soldados. El ovario, profundamente lobulado, es súpero y los óvulos se encuentran a pares.

Familia boragináceas. El follaje de los componentes de esta familia está con frecuencia recubierto por pelos rígidos. Las hojas son principalmente alternas y carecen de estípulas. Las flores son completas y están reunidas en un tipo especial de cima enrollada hacia un solo lado. Las diversas partes del cáliz y de la corola se encuentran en número de cinco y están soldadas. Los cinco estambres están insertos sobre el tubo de la corola. Normalmente el ovario está dividido profundamente en cuatro lóbulos, y con el estilo partiendo de su centro. El fruto está constituido por cuatro pequeñas núculas.

Las boragináceas, de amplia distribución, son especialmente frecuentes en la región mediterránea. Esta familia comprende algunas bellas plantas de jardín, por ejemplo, *Heliotropium* (heliotropo), *Myosotis* (nomeolvides), *Pulmonaria* (pulmonaria), *Anchusa* (orcaneta), *Mertensia* y *Symphytum* (consuelda).

ORDEN LAMIALES. La mayoría de los géneros que se encuentran en este orden son herbáceos. Sus hojas son normalmente opuestas o verticiladas. Las flores, completas, son zigomorfas y con frecuencia con disposición axilar o verticilada. El cáliz, persistente, está compuesto por cinco carpelos

soldados en grado variable; al igual que la corola, el cáliz es normalmente bilabiado. La corola es tubulosa y provista de cuatro a cinco lóbulos. Los estambres están unidos al tubo de la corola. El conectivo suele estar bien desarrollado, por lo cual los sacos de polen son divergentes, o bien uno de los dos puede abortar. El ovario es súpero y está compuesto por dos carpelos profundamente lobulados. El fruto está constituido por cuatro núculas con aspecto de aquenio. Se trata también de un orden cosmopolita, con centro en la región mediterránea.

Familia labiadas. Las labiadas son especialmente apreciadas por su contenido en aceites esenciales, en especial *Lavandula* (lavanda), *Mentha* (menta), *Rosmarinus* (romero) y *Salvia* (salvia); entre otros muy estimados como aromatizantes en artes culinarias se encuentran *Thymus* (tomillo), *Satureja* (ajedrea), *Origanum* (orégano) y *Acimum* (albahaca).

CLASE MONOCOTILEDONEAS

ORDEN LILIALES. Este orden está constituido por plantas herbáceas con partes subterráneas del tipo de rizomas, cormos o bulbos. La disposición y el tamaño de las hojas es variado; en algunos casos están reducidas a escamas, en cuyo caso las ramitas son foliáceas (cladodios). También las flores tienen un tamaño que varía desde pequeñas y poco visibles hasta grandes y vistosas; normalmente son hermafroditas y actinomorfas. El perianto suele ser petaloide. Los estambres son típicamente seis y el ovario es súpero.

Familia liliáceas. Los miembros de esta familia son principalmente plantas herbáceas perennes. Sus raíces pueden partir de una gran variedad de partes subterráneas. Las flores son en algunos casos grandes y vistosas y nunca se encuentran formando umbelas. Las partes del perianto son principalmente petaloides, pero dispuestas en dos series distintas. Normalmente, los estambres son libres, en número de seis e hipóginos. El gineceo está compuesto por tres carpelos soldados, siendo el ovario trilocular y súpero. El fruto es una cápsula o una baya.

Las liliáceas, de distribución mundial, son particularmente abundantes en las regiones templadas y subtropicales. La familia es amplia, y taxonómicamente tan compleja que los sistemáticos están lejos de mostrarse unánimes acerca de los géneros que debería incluir. De ellas se sacan productos útiles como los espárragos (*Asparagus officinalis*), la colchicina (*Colchicum autumnale*), la escila

(*Urginea scilla*), y el veratro blanco (*Veratrum album*). También se cultivan muchos géneros como plantas ornamentales, tales como *Eremurus* (cola de zorra), *Asphodelus* (asfódelo), *Kniphofia*, *Aloe*, *Convallaria* (muguet), *Aspidistra*, *Polygonatum* (sello de Salomón), *Maianthemum*, *Tulipa* (tulipán), *Calachortus* (lirio mariposa) y *Lilium* (azucena).

ORDEN AMARILIDALES. Los géneros de este orden son todos herbáceos y provistos de bulbos recubiertos por un revestimiento de escamas; raramente presentan rizomas. Las hojas son principalmente basales y por regla general estrechas. Las flores suelen ser vistosas y estar dispuestas en umbelas. La inflorescencia está recubierta por un involucre constituido por una o más brácteas. Los estambres están en número de seis y los carpelos en número de tres.

Familia amarilidáceas. Las flores de las amarilidáceas son principalmente vistosas y actinomorfas. El involucre está constituido por dos (raramente una) brácteas, normalmente membranosas. El perianto petaloide puede ser o no tubuloso; tiene seis piezas dispuestas en dos series y con frecuencia se encuentra también una corona. El ovario puede ser súpero o infero. El fruto es una cápsula o tiene una estructura de baya.

Esta familia, que se encuentra en regiones templadas y subtropicales templadas, comprende un gran número de bellas plantas de jardín, tales como *Agapanthus* (lirio del Nilo), *Allium* (cebolla), *Galanthus* (campanilla de invierno), *Amaryllis*, *Nerine*, *Hippeastrum* y *Narcissus* (narciso).

ORDEN ORQUIDALES. Este orden está totalmente constituido por plantas herbáceas que pueden ser terrestres, epifíticas o saprofíticas. Las hojas son simples y con frecuencia carnosas. Las flores son zigomorfas y las más veces completas. El perianto es con frecuencia vistoso y está compuesto por dos verticilos que con frecuencia tienen piezas marcadamente diferentes. El ovario es infero y está muchas veces girando 180°, invirtiendo así la posición de la flor.

Familia orquidáceas. Todos los géneros de la familia orquidáceas son perennes, con rizomas o raíces tuberosas. Los tallos están con frecuencia engrosados o hinchados en la base para formar pseudobulbos, a partir de los cuales se desarrollan raíces aéreas. Las hojas son siempre indivisas y pre-

sentan una gran variedad de formas, tamaños y disposición; casi siempre tienen una base envainadora que rodea el tallo. La variedad en los detalles florales es amplia y sorprendente. En particular, el pétalo central suele estar muy modificado y ser muy distinto de los demás. En muchas orquídeas forma el campo de aterrizaje para los insectos visitantes. Los estambres pueden ser dos o uno y estar fusionados con el gineceo, que es tricarpelar. Las semillas son muy diminutas y muy numerosas.

Los componentes de las orquidáceas están ampliamente distribuidos pero son especialmente numerosos y presentan su máxima diversidad de formas en la región Indomalaya y en América del Sur.

ORDEN GRAMINALES. El orden graminales está constituido por plantas herbáceas o subarborescentes, con hojas lineales y envainadoras en la base. Los tallos son principalmente cilíndricos y fistulosos entre los nudos. Las inflorescencias son muy variadas. El perianto está reducido, y cada flor está protegida por dos brácteas. El fruto es de ordinario una cariopsis.

Familia gramíneas. Comprende plantas herbáceas anuales o perennes, raramente arbustivas o arborescentes. Los tallos (culmos) son variados pero normalmente se ramifican solamente en la base. Los nudos son articulados y llenos, y los entrenudos pueden ser huecos. Las hojas son alternas y dispuestas en dos filas, y en el punto de unión entre el limbo y la valva se desarrolla una ligula. La ligula puede ser membranosa o estar constituida por un fleco de pelos; raramente falta. Las flores son pequeñas y normalmente hermafroditas, constituidas por un androceo que comprende de uno a seis estambres y un gineceo con tres carpelos soldados. El perianto está constituido por dos o tres pequeñas piezas vestigiales. El ovario, súpero, es unilocular y posee un solo óvulo. Típicamente, el fruto es una cariopsis.

Es ésta una de las mayores familias de fanerógamas, y posiblemente se trata de la más valiosa. Sus componentes pueden encontrarse en todas las zonas del mundo donde pueden crecer las fanerógamas. El hombre obtiene de ellas (y generalmente del endosperma) alimentos de primera importancia, en especial de *Oryza* (arroz), *Triticum* (trigo), *Hordeum* (cebada), *Avena* (avena), *Zea* (maíz) y *Secale* (centeno). Muchos géneros proporcionan forrajes para los animales.

BIBLIOGRAFIA

- Axelrod, D. I., "A Theory of Angiosperm Evolution". *Evolution*, 6(1): 29-60 (1952).
- "Poleward Migration of Early Angiosperm Flora". *Science*, 130: 203-207 (1959).
- "How Old Are the Angiosperms?" *Am. J. Sci.*, 259: 447-459 (1961).
- Bailey, I. V. y Swamy, B. G. L., "The Conduplicate Carpel of Dicotyledons and Its Initial Trends of Specialization". *Am. J. Bot.*, 38: 373-379 (1951).
- *Contribution to Plant Anatomy*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co. (1954).
- Brown, W. H., *The Plant Kingdom*. Boston: Ginn and Co. (1935). Págs. 268-325.
- Canright, J. E., "The Comparative Morphology and Relationships of the Magnoliaceae, I: Trends of Specialization in the Stamens". *Am. J. Bot.*, 39: 484-497 (1952).
- Condit, J. J., "Structure and Development of Flowers in *Ficus carica* L". *Hilgardia*, 6: 443-481 (1932).
- Constance, L., "The Systematics of the Angiosperms". En *A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853-1954*. San Francisco: California Academy of Sciences (1955). Págs. 405-483.
- Cronquist, A., *Introductory Botany*. Nueva York: Harper & Row, editores (1961). Págs. 595-645.
- Darwin, C., *The Origin of Species*. Londres: John Murray (editores) Ltd. (1859).
- *The Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects*. Londres: John Murray (editores) Ltd. (1862).
- *Fertilisation of Orchids*. Londres: John Murray (editores) Ltd. (1904).
- Douglas, G. E., "The Inferior Ovary, II". *Bot. Rev.*, 23: 1-46 (1957).
- Eames, A. J., *Morphology of the Angiosperms*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1961).
- Esau, K., *Plant Anatomy*. Nueva York: John Wiley & Sons, Inc. (1953).
- Foster, A. S. y Gifford, E. M., Jr., *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1959). Págs. 443-539.
- Gibbs, R. D., *Botany, an Evolutionary Approach*. Filadelfia: Blakiston Co. (1950). Págs. 220-454.
- Gleason, H. A., *Illustrated Flora of Northeastern States*. Nueva York: New York Botanical Garden (1952).
- von Goethe, J. W., *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha (1970).
- Gustafsson, A., "Apomixis in the Higher Plants, I: The Mechanism of Apomixis". *Lunds Univ. Arsskr.*, 42: 1-66 (1946).
- "Apomixis in Higher Plants, II: The Causal Aspects of Apomixis". *Lunds Univ. Arsskr.*, 43: 71-178 (1947).
- "Apomixis in Higher Plants, III: Biotype and Species Formation". *Lunds Univ. Arsskr.*, 44: 183-370 (1947).
- Hagerup, O. y Petersson, V., *A. Botanical Atlas*. Vol. I. Copenhagen: Ejnar Munksgaard (1956).
- Hutchinson, J., *The Families of Flowering Plants*, 2.^a ed. Vols. 1 y 2. Londres: Oxford University Press (1959).

- Johansen, A., *Plant Embryology*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co. (1950).
- Jones, S. G., *Introduction to Floral Mechanisms*. Londres: Blackie and Son Ltd. (1939).
- Lam, H. J., "Taxonomy: General Principles—Angiosperms". En Turrill, W. B. (Ed.), *Vistas in Botany*. London: Pergamon Press Ltd. (1963). Págs. 3-75.
- Lawrence, G. H. M., *Taxonomy of Vascular Plants*. Nueva York: Macmillan Co. (1951).
- LeMaout, E. y Decaisne, J., *Descriptive and Analytical Botany*. Nueva York: Longmans, Green & Co. (1876).
- Maheshwari, P., *An Introduction to the Embryology of the Angiosperms*. Nueva York: McGraw-Hill Book Co., Inc. (1950).
- McLean, R. C. y Ivimey-Cook, W. R., *Textbook of Theoretical Botany*. Vol. 2. Londres: Longmans, Green & Co. Ltd. (1956).
- Meeuse, B. J. D., *The Story of Pollination*. Nueva York: Ronald Press Co. (1961).
- Melville, R., "A New Theory of the Angiosperm Flower, I: The Gynoecium". *Kew Bull.*, 16(1): 1-50 (1962).
- Puri, V., "Floral Anatomy and Inferior Ovary". *Phytomorphology*, 2: 122-129 (1952).
- Ridley, H. N., *The Dispersal of Plants throughout the World*. Ashford, Kent: L. Reeve and Co., Ltd. (1930).
- Salisbury, E. J., *The Reproductive Capacity in Plants*. Londres: G. Bell & Sons, Ltd. (1942).
- Scott, R. A., Barghoorn, E. S. y Leopold, E. B., "How Old Are the Angiosperms?" *Am. J. Sci.*, 258: 284-299 (1960).
- Stebbins, G. L., Jr., "Apomixis in Angiosperms". *Bot. Rev.*, 7: 507-542 (1941).
- Takhtajan, A. L., "Origins of Angiospermous Plants". *Am. Inst. Biol. Sci.* (1958). (Trad. de la edición rusa de 1954.)
- Thorne, R. F., "Some Guiding Principles of Angiosperm Phylogeny". *Brittonia*, 10: 72-77 (1958).
- Went, F. W., *Control of Plant Growth*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co. (1957).

FILOGENIA

Los biólogos han afirmado con frecuencia que la última meta del estudio de las plantas y de los animales es el establecimiento de sus interrelaciones naturales. Claro está, tanto en el pasado como en el presente, una gran parte de los botánicos y de los zoólogos se han dedicado al intento de relacionar unos táxones con otros a todos los niveles taxonómicos. Esto ha conducido a la independización de una rama de estudio dedicada a la **filogenia** (del griego, *phylon*, "raza" o "tribu"; *genes*, "nacido"). Debido a que todos los táxones, con la excepción de los más antiguos, han derivado obviamente de organismos previamente existentes, en la práctica es imposible tratar de los orígenes de un grupo o especie sin estudiar las interrelaciones entre unos táxones y otros dentro de una serie evolutiva. Estas interrelaciones se denominan **relaciones filogenéticas**.

Es axiomático que debido a que la evolución es la clave de la filogenia, un esquema completo de las interrelaciones filogenéticas, trazado a un nivel por encima del de las especies, debe basarse solamente en el registro fósil. La excepción a ello corresponde a las nuevas especies que han sido creadas experimentalmente, y de las cuales se conocen sus antecesores inmediatos. Si es suficientemente completo, el registro fósil conservará datos de los verdaderos cambios morfológicos y anatómicos que han tenido lugar durante la evolución de una determinada línea evolutiva. De entre los ejemplos de series evolutivas bien documentadas se encuentran la del caballo en el reino animal y en el vegetal, el de los órganos ovulíferos de los coníferos. Desafortunadamente, en el reino de las plantas son raros los buenos ejemplos de series evolutivas. Ello es principalmente debido a que las plantas tienen un **sistema de crecimiento abierto**, y

poseen elementos estructurales que son más delicados que las partes esqueléticas de los animales. Además, las plantas han tendido siempre a fragmentarse y a deshacerse en fragmentos antes de que se presente la posibilidad de la fosilización, de modo que de ellas se encuentran principalmente órganos o simples fragmentos, en lugar de plantas completas.

La carencia de información sobre las fases evolutivas de las plantas es especialmente aparente en los bacterios, hongos, algas y briófitos. Por ser estructuralmente más resistentes, y en general mayores, las plantas vasculares han dejado un registro fósil mucho mejor, y de ahí el esquema, mucho más acabado de la evolución y de la filogenia de la mayoría de los grupos principales, que se tiene actualmente. Sin embargo, se encuentran lagunas evolutivas importantes, especialmente en relación con los orígenes, interrelaciones y divisiones, y con los antecesores inmediatos de los miembros más primitivos de cada división. Estas lagunas en el registro fósil se denominan popularmente "eslabones perdidos".

Para explicar estos "eslabones perdidos" en el registro fósil se recurre a dos razones principales. En primer lugar, no hay duda de que en el tiempo geológico se produjeron muchas lagunas, para las cuales carecemos de registro fósil de las plantas o animales característicos, en particular de los organismos terrestres. Las plantas y animales que viven y mueren en regiones elevadas se perderían, debido a la acción de las fuerzas erosivas y de desintegración. Es más, algunas pruebas parecen indicar que una gran parte de la evolución de los organismos terrestres se realizó en realidad en regiones más elevadas. Si esto es cierto, los productos iniciales de las mutaciones, de entrecruzamientos y de la selección natural estarían amplios y permanentemente perdidos para el registro fósil. Una segunda explicación se relaciona con el fenómeno de que las primeras fases de evolución de cualquier línea son a la vez rápidas y de corta duración. Por ello, las fases evolutivas más críticas para el establecimiento de la filogenia tienen mucha mayor probabilidad de haberse perdido. A resultas de ello, lo que nos queda corresponde a las fases más estables y de larga duración de la evolución: las fases que proporcionan el mínimo de elementos de juicio acerca de su derivación a partir del grupo ancestral.

Como resultado de insuficiencia general de la información paleontológica, los botánicos especializados en el estudio de hongos, algas, briófitos y angiospermas se han inclinado fuertemente hacia

el estudio de las características estructurales y fisiológicas de los organismos actuales, con vistas a determinar su filogenia. A partir de los documentos fósiles de las plantas vasculares no angiospermas, se han podido señalar ciertas tendencias en los cambios morfológicos y anatómicos que han tenido lugar. Entre ellas, algunas de las más importantes son, la reducción en el número de las partes, la fusión de las partes y la simplificación de la estructura. Tenemos buenos ejemplos de tales tendencias en la historia fósil de la hoja, en la línea de los ginkgofitos, y en la de los órganos ovulíferos de los coníferos. Estas tendencias se han aplicado a táxones relacionados de plantas actuales en un intento para esclarecer series filogenéticas. Así, incluso sin pruebas directas sobre los antecesores, es posible realizar una aproximación hacia las series evolutivas.

RELACIONES EVOLUTIVAS

La distinción entre filogenia basada sobre los documentos fósiles y sobre las interrelaciones resultantes de estudios comparativos actuales, ha sido ejemplarizada de forma muy clara por Sporne. Como puede verse en la figura 28-1, la idea de Sporne puede expresarse mejor en una figura tridimensional. Los representantes fósiles de dos grupos relacionados, X e Y, pueden verse dispuestos según los radios de un círculo, con las relaciones probables indicadas en la forma de ramas de diferentes longitudes. Los miembros actuales están dispuestos sobre zonas rectangulares de la circunferencia, sobre las cuales se indican las interrelaciones probables, señalándolos en puntos dispuestos sobre círculos concéntricos. En los táxones que no tienen los representantes fósiles, solamente podemos referirnos a la superficie rectangular para determinar sus relaciones. De modo obvio, sin la representación fósil habría sido difícil establecer una relación filogenética real entre X e Y. Este tipo de series se denominan **interrelaciones fenéticas**.

Un gran número de botánicos sistemáticos está empeñado en intentar establecer clasificaciones fenéticas y filogenéticas. Las ideas básicas seguidas y los métodos empleados han sido estudiados a fondo por Sokal y Sneath. Estos autores establecen una clara distinción entre las clasificaciones fenéticas y las filogenéticas, y señalan que debe ponerse un especial cuidado al intentar pasar de una clasificación fenética a una filogenética en ausencia de registro fósil.

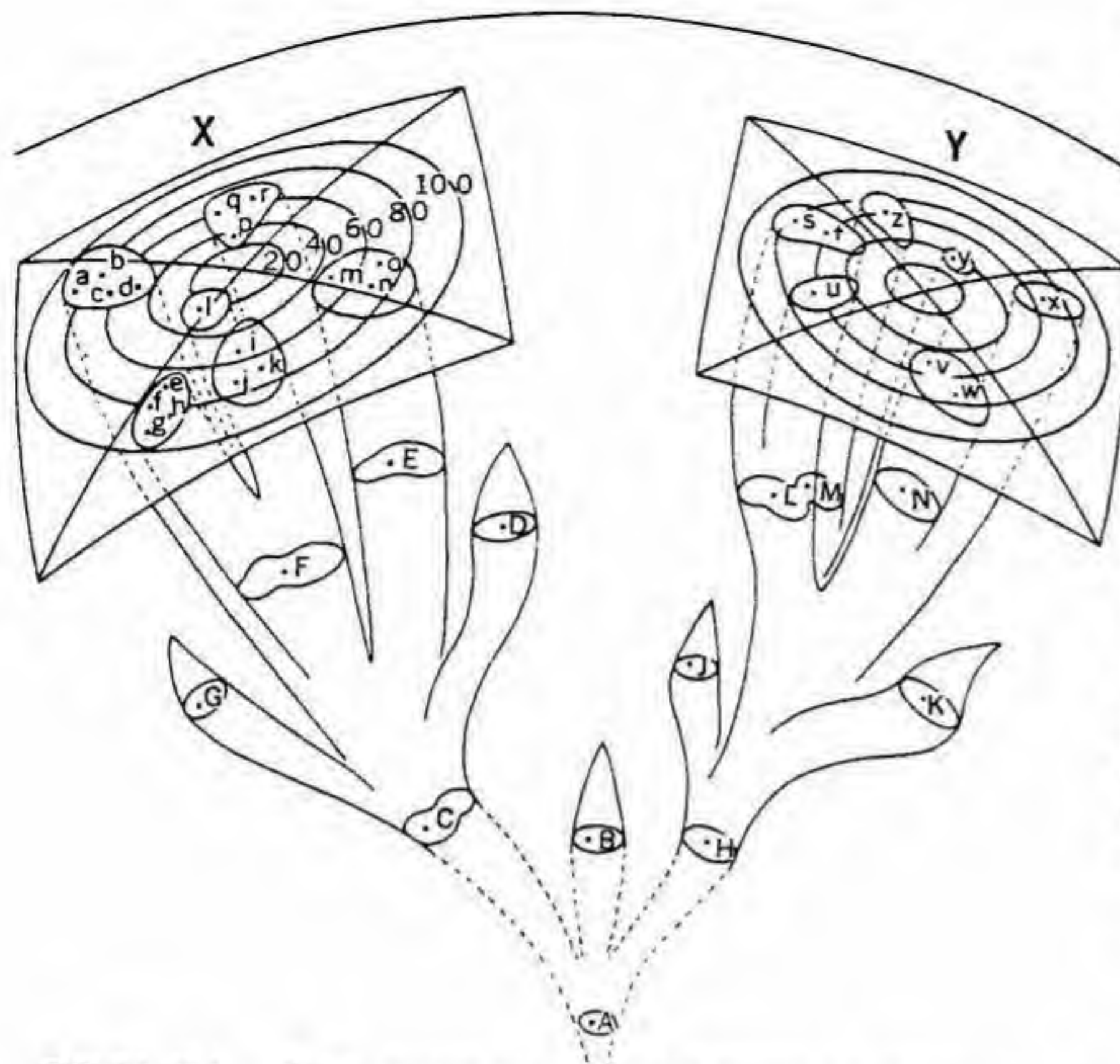


FIGURA 28-1 Dos tipos de interrelaciones entre táxones. Las distancias según los radios de los círculos representan interrelaciones evolutivas o filogenéticas. Los anillos concéntricos delimitados por las circunferencias representan series de criterios, que varían de 0 a 100, y los táxones actuales se encuentran distribuidos dentro de los anillos, según el parecido de sus características, por ejemplo, m, n y o. Este tipo de agrupamientos de táxones, sean aislados o en gran número, forman series fenéticas. (Según Sporne, con permiso del *American Journal of Botany*.)

Al intentar establecer una serie fenética, es importante para el investigador localizar y emplear tantas características distintas y tantas líneas de evidencias como sea posible, para poner de manifiesto las similitudes o diferencias entre los táxones. Entre ellas, las características morfológicas, como el número, tamaño, forma, color, ornamentación y apéndices; características anatómicas, como xilema, floema y estructura del pecíolo; anatomía foliar, en la cual se comprende la estructura y disposición de las células epidérmicas, las células estomáticas y los tricomas; la anatomía de las partes florales; la morfología del polen y de las esporas; características y procesos embriológicos; características citológicas y citogenéticas; y factores bioquímicos y fisiológicos.

En años recientes, el estudio de la citogenética ha contribuido ampliamente a la comprensión de las interrelaciones. Un valor particular es el que tiene el número y el tamaño de los cromoso-

mas, tanto en las células esporógenas como en las somáticas. En general, los resultados de los estudios cromosómicos han respaldado conclusiones a las cuales se había llegado previamente mediante estudios morfológicos y taxonómicos. El campo de aplicación de estos estudios se incrementa rápidamente, y sin duda llegará a ofrecer una gran ayuda en el futuro.

Los términos "primitivo" y "evolucionado", que se emplean ampliamente, tanto en estudios filogenéticos como en estudios genéticos, se refieren a características de plantas que se acercan al tipo ancestral (primitivo) o que reflejan una buena parte de los cambios evolutivos (evolucionado). Básicamente, estos términos se refieren a las fases de una serie evolutiva. Cuando se aplican a un grupo actual de una serie fenética, estos términos pueden conservar la misma connotación, lo cual implica que ciertas características de las plantas están o bien más cerca o más lejos de las

que correspondían al tipo ancestral. Corresponde al investigador decir cuáles de estas características son más primitivas, cuáles son más evolucionadas, y qué disposición de las especies o de otros factores puede dar a la serie. El investigador basa sus decisiones sobre todo acerca de la información recogida en los estudios anteriores sobre las tendencias evolutivas en los géneros fósiles y actuales. En un número relativamente grande de casos, es difícil determinar si una serie fenética debe interpretarse en una dirección o en otra. En estos casos los términos "primitivo" y "evolucionado" tienen poco significado, y deberían abandonarse.

Un concepto básico en la filogenia es el de que las partes distintas de un organismo pueden haber evolucionado según velocidades distintas y en distinto grado. Por ejemplo, las pteridospermas del Carbonífero tienen el follaje casi idéntico al de los helechos, pero estos últimos se consideran por algunos botánicos como los antecesores de las pteridospermas. Aunque con frecuencia es difícil fijar qué características de una planta son más altamente evolucionadas, los estudios comparativos cuidadosos suelen ser reveladores y fecundos.

Con todas las características, la aplicación de la estadística es de gran ayuda para poner de manifiesto las correlaciones y para establecer el grado de similitud o disimilitud entre los componentes de una serie. Esta es la base de la doctrina de la correlación. Esta doctrina sostiene que debe esperarse que las características primitivas presenten una correlación positiva, puesto que su distribución en los distintos táxones no se realiza al azar. De esta forma, las especies primitivas deberían tener un número más elevado de características primitivas. Al intentar determinar cuáles son las características evolucionadas, la correlación depende de hasta qué punto han tenido lugar convergencias, paralelismos o divergencias durante la evolución de una característica. La evolución convergente y paralela nos daría correlaciones relativamente elevadas, mientras que la divergencia nos daría una correlación más baja. Al aplicar esta doctrina a las dicotiledóneas, Sporne llegó a la conclusión, basándose en pruebas de significación de Ji Cuadrado, que las características siguientes eran primitivas: planta leñosa, hojas glandulosas, hojas alternas, hojas estipuladas, flores actinomorfas, pétalos libres, muchos estambres, muchos carpelos, semillas con arilo, semillas con dos integumentos, integumentos con haces vasculares, endosperma nuclear, carpelos libres y

placentación axial. Basándose en ello y admitiendo que todas las características tienen igual importancia, Sporne intentó fijar el grado relativo de primitivismo de las distintas familias de las dicotiledóneas.

LA ESCALA GEOLOGICA Y LA EVOLUCION DE LAS DIVISIONES DE LAS PLANTAS

Las estimaciones recientes de la edad de la tierra dan cifras desde 4 000 000 000 a 6 000 000 000. A los fósiles más antiguos que conocemos se les ha asignado, mediante datación con métodos radiométricos, una antigüedad de aproximadamente 2 000 000 000 de años. Aunque puede haberse seguido un largo período de evolución de la materia viva anterior a ellos, el registro fósil de las plantas (y de los animales) no se hace apreciable hasta la era paleozoica. El principal registro fósil de algas y de invertebrados se inicia aproximadamente en el límite entre el Precámbrico y el Cámbrico. En cambio, las plantas terrestres no se hacen importantes en número hasta el Silúrico superior y el Devónico inferior; pero de entonces en adelante existe un registro fósil que da cuenta de una evolución progresiva para la mayor parte de grupos de plantas terrestres. El esbozo de la distribución de las grandes divisiones en los tiempos geológicos puede verse en la figura 28-2.

Los datos sobre la antigüedad y duración de los períodos geológicos se han ido afinando de forma importante en los últimos años, gracias a la aplicación de las dataciones radiométricas. De particular valor son los datos obtenidos mediante la medición de la proporción de isótopos radiactivos de potasio y de uranio respecto a sus productos finales de desintegración. Estos y otros isótopos tienen vidas medias extremadamente largas, y cuando sus proporciones se calculan cuidadosamente, pueden ser muy útiles para establecer los límites de los tiempos geológicos. En general, las dataciones radiométricas han permitido afinar la antigüedad de las rocas calculada en forma teórica por los geólogos anteriores.

El registro fósil muestra claramente que las algas y los hongos se encontraban entre las plantas más antiguas que aparecieron en la evolución. Las algas azules parecen presentar un registro fósil muy continuo desde el Precámbrico, mientras que muchos de los otros grupos de algas no aparecen hasta el Cámbrico y el Ordovínico.

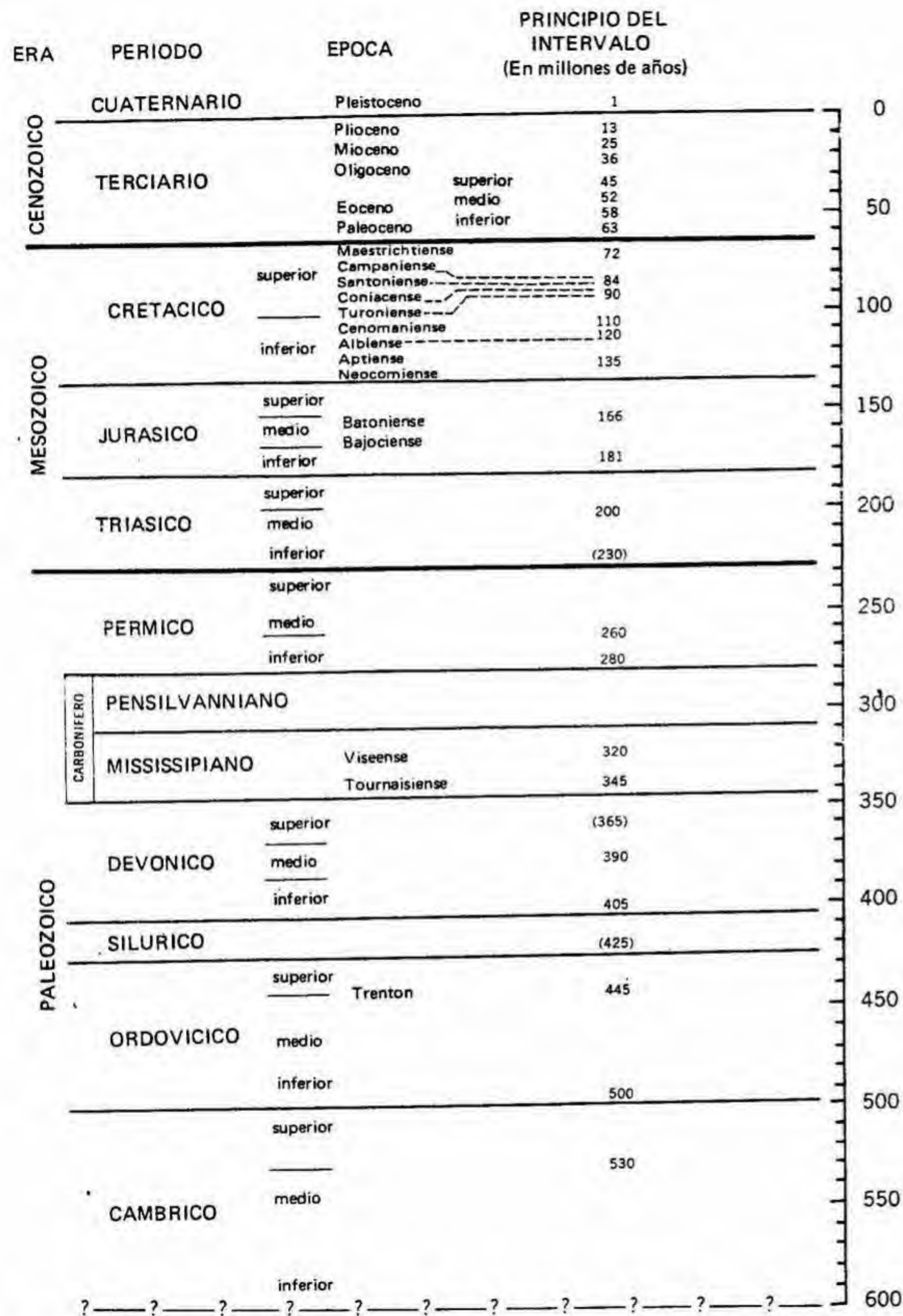


FIGURA 28-2 Escala geológica del tiempo. Las cifras del margen derecho corresponden a cientos de millones de años, por ejemplo, de 0 a 600 x 10⁶ años. (Según Kulp, vol. 13, pág. 1111, figura 1, con permiso de Science, copyright 1961 por la American Association for the Advancement of Science.)

Varias clases, como las bacilariofíceas no aparecieron hasta relativamente tarde en la escala geológica. Los hongos no gozan de un registro fósil tan completo como las algas, aunque se encuentran ya en el Precámbrico y en la mayoría de los períodos posteriores al Devónico inferior. Posiblemente, los bacterios se contaron entre los primeros organismos que evolucionaron, pero el registro fósil no nos ofrece pruebas ciertas de su existencia.

Las divisiones de los hongos, bacterios y algas que aparecen en la tabla de materias, y expuestas en las guardas de este libro, están dispuestas y tratadas de una forma deliberada en el orden en el que se presentan. Los líquenes siguen inmediatamente a los hongos debido a que líquenólogos consideran que los líquenes pertenecen a los hongos antes que constituir un grupo aislado de plantas. Asimismo, las cianofíceas se colocan cerca de los bacterios debido a sus afinidades claramente próximas. Los clorófitos se colocan al final de las divisiones de algas, indicando que son los antecesores más probables de los briófitos y de las plantas vasculares. En fin, las divisiones de plantas vasculares están dispuestas de modo que reflejen las interrelaciones evolutivas probables. Sin embargo, es imposible presentar una descripción verdadera de la filogenia de las divisiones, en una sucesión estrictamente lineal, y para una disposición más plausible es mejor referirse a la figura 28-3 y a las disquisiciones filogenéticas que se encuentran en cada capítulo.

No se conoce una historia clara de los briófitos antes del Devónico superior. Aunque se cree en general que los briófitos evolucionaron a partir de antecesores pertenecientes a los clorófitos en un tiempo bastante anterior, los botánicos se han mantenido perplejos durante muchos años ante el hecho de que los briófitos no se hayan encontrado en rocas más antiguas. Puesto que los briófitos son en general escasos en las rocas de todos los tiempos, la explicación más probable es que no han sido conservados en sedimentos terrestres, por la ausencia de tejidos resistentes.

Si exceptuamos citas dudosas del Cámbrico y del Precámbrico, los primeros restos de plantas vasculares se encuentran en las rocas del Silúrico superior. De entonces en adelante, se ha dado una continua progresión en la evolución de varios grupos, que ha culminado con las angiospermas. Exceptuando el caso de los "eslabones perdidos" mencionados más arriba, el esquema evolutivo de las divisiones de las plantas vasculares es el más completo de todos los grupos del reino vegetal.

Una recopilación de las pruebas obtenidas a partir de estudios realizados tanto en las plantas fósiles como en las actuales, permite una interpretación razonable de sus interrelaciones filogenéticas. Un esquema así obtenido es el que presenta la figura 28-3. Para poner de manifiesto las derivaciones probables de los táxones principales, se ha construido el diagrama de corriente o árbol genealógico, pero en él no se ha introducido ninguna indicación acerca del tiempo de las distintas apariciones de grupos en el registro geológico, ni tampoco de las características primitivas o evolucionadas relativas de los distintos grupos. Como resultado de las distintas interpretaciones, un árbol filogenético de este tipo está siempre abierto a la controversia, y puede siempre ser revisado a medida que se van acumulando nuevas pruebas. Sin embargo, en el estado actual de los conocimientos, nos parece que la figura 28-3 presenta un esquema razonablemente aproximado de la filogenia de los principales grupos de plantas.

CONCEPTOS SOBRE LA EVOLUCION

Desde los inicios de la botánica moderna en el siglo XIX, los botánicos han intentado explicar la evolución de los grupos de plantas de acuerdo con muchas teorías, hipótesis y concepciones. Entre ellas, algunas de las más importantes se esbozan brevemente en los párrafos siguientes.

MONOFILOGENIA VERSUS POLIFILOGENIA

Uno de los problemas más controvertidos es el de si los grupos principales de plantas evolucionaron originariamente a partir de un solo grupo ancestral (monofilogenia), o si evolucionaron por separado a partir de distintas plantas antecesoras (polifilogenia). Se trata de un problema especialmente notable en el caso de las algas, briófitos y las plantas vasculares. Como se indicaba en la figura 28-3, nos inclinamos hacia el punto de vista polifilético: en el caso de las algas siguiendo tres líneas evolutivas principales; en el de los briófitos, siguiendo tres líneas; y en el caso de las plantas vasculares, con cuatro líneas principales. En el caso de las plantas vasculares el problema radica en si las características requeridas evolucionaron por separado y posiblemente en tiempos distintos, a partir de varios antecesores algales

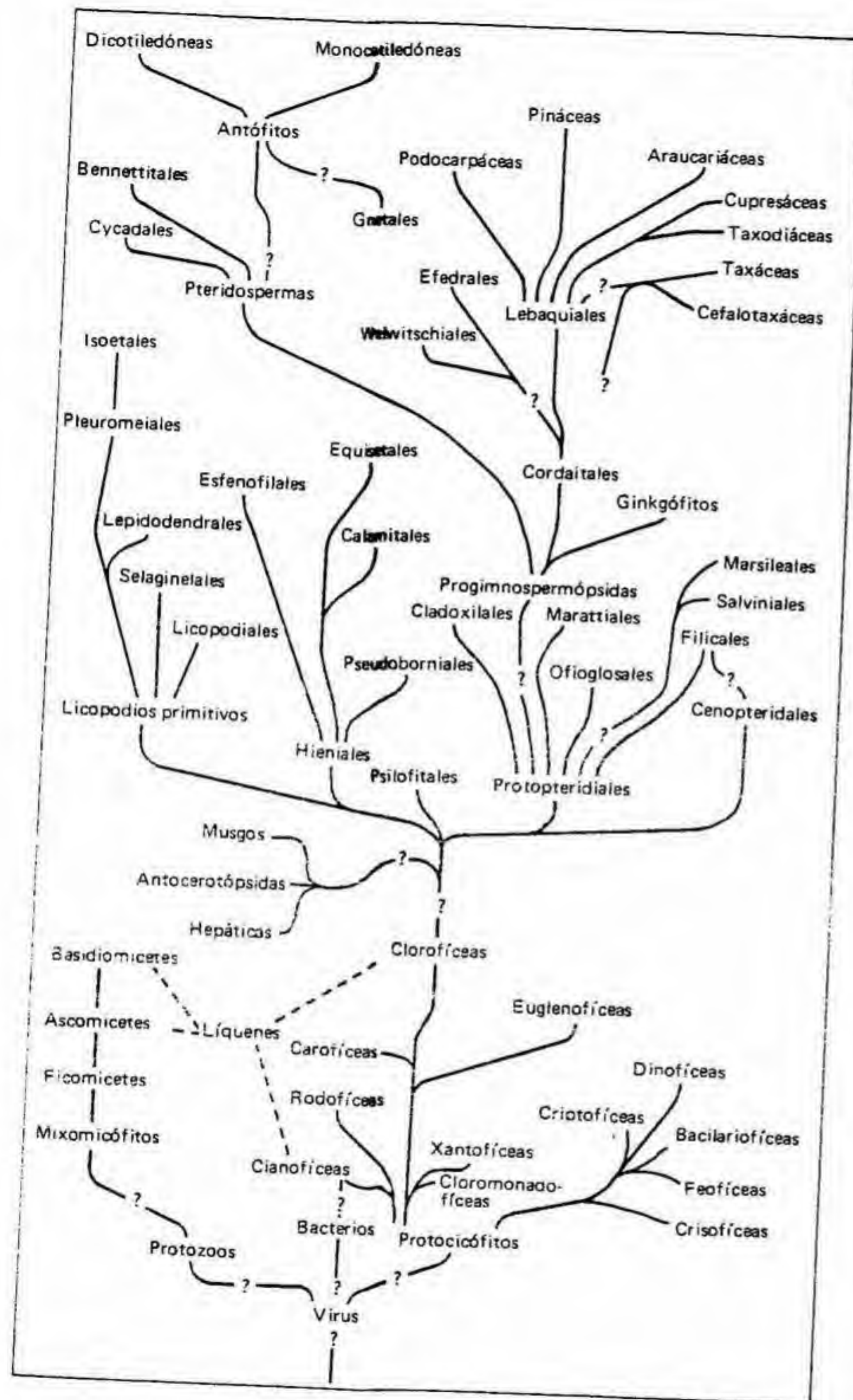


FIGURA 28-3 Esquema en árbol genealógico de las interrelaciones filogenéticas probables entre los principales grupos de plantas.

distintos, o bien si las características evolucionaron solamente a partir de un solo antecesor. Esta misma pregunta puede ser formulada en relación con los orígenes de las algas y de los briófitos.

El problema de la monofilogenia o de la polifilogenia ha sido tratado y estudiado en varias ocasiones en el texto. En la mayoría de los casos, las conclusiones a que se llegó sugerían que un origen polifilético en la mayoría de los grupos es más probable. Sin embargo, la adhesión al punto de vista polifilético puede ser una hipótesis sometida a prejuicio o bias, y es posible que llegue a afirmarse que es inaceptable. La polifilogenia aparente de los principales grupos de plantas puede ser un simple reflejo de la carencia de conocimientos suficientes acerca de los primeros fósiles y el descubrimiento de estos fósiles podría poner de manifiesto un origen monofilético. En la actualidad, ambos puntos de vista son casi totalmente teóricos, y uno de ellos no puede ser aceptado en su totalidad como más probable que el otro.

LA TEORIA TELOMATICA

La teoría del teloma, propuesta por primera vez por Zimmermann, se basaba en ideas presentadas por botánicos anteriores. Esta teoría fue formulada por primera vez para explicar el desarrollo evolutivo probable de todas las plantas vasculares a partir de un antecesor psilofítico, tal como *Rhynia*. Zimmermann elaboró y extendió posteriormente la teoría para explicar el desarrollo evolutivo de la mayoría de los demás grupos de plantas. Aunque se han presentado otras teorías, la teoría del teloma ha merecido la adhesión de un máximo número de seguidores, entre los botánicos contemporáneos y en particular entre los paleobotánicos.

Para explicar la evolución de las algas a partir de antecesores primitivos, Zimmermann sugiere que habían tres fases principales de desarrollo: 1) a partir de plantas unicelulares (por ejemplo, *Chlamydomonas*) a formas taloides con ramificaciones dicotómicas y una alternancia de generaciones bien diferenciada (por ejemplo, algas marinas como *Dictyota*); 2) el desarrollo de las primeras plantas terrestres (riniáceas) a partir de antecesores taloides y, 3) la aparición por evolución de varios tipos de organización de plantas vasculares a partir de estas primeras plantas terrestres.

Para explicar las dos primeras fases, Zimmermann supone que se siguieron varios tipos princi-

pales de desarrollo evolutivo, denominados "procesos elementales". Por orden, son éstos: 1) una interconexión de células formando un filamento (por ejemplo, *Ulothrix*); 2) una rotación del eje celular para dar filamentos ramificados (por ejemplo, *Stigeoclonium*); 3) la diferenciación de meristemos apicales y laterales y el desarrollo de tejidos permanentes, la evolución posterior provocaría una bifurcación del meristemo apical para producir un talo dicotómico (por ejemplo, *Dictyota*); 4) un cambio de tipo de alternancia de generaciones pasando del tipo con gametofito dominante a través del isomórfico hasta el tipo con esporofito dominante (por ejemplo, *Laminaria*), y 5) la aparición de bandas centrales de tejido esclerenquimático en el talo. Una vez estas innovaciones incorporadas a las algas, la organización estaba ya preparada para la evolución de las primeras plantas terrestres.

El término "teloma" se aplica a un segmento terminal único de un eje ramificado. Las porciones de los ejes situadas entre ramificaciones sucesivas se denominan mesomas. Según Zimmermann, el teloma se diferenció por primera vez cuando los primeros talos se escindieron dicotómicamente en dos ramas terminales (proceso elemental número tres).

El desarrollo evolutivo de las primeras plantas vasculares, ejemplarizado por las riniáceas, tuvo lugar mediante la formación de tejido vascular, estomas y esporangios terminales sobre un eje indiferenciado. Aunque nada se sabe acerca de los gametofitos de las riniáceas, se supone que debían ser pequeños y delicados. Los briófitos se originaron a partir de antecesores taloides parecidos, pero no llegaron a la vascularización; y el gametofito conservó la completa predominancia. En los briófitos, el esporofito se ha mantenido dependiente del gametofito, y representa un teloma fértil.

La evolución de las grandes divisiones de plantas vasculares se realizó siguiendo otra serie de procesos elementales que modificaron los telomas de las primeras plantas vasculares (riniáceas) hasta originar los diferentes tipos estructurales distintos de los grandes táxones. Estos procesos, representados en la figura 28-4, comprenden: 1) dominancia, adquirida por una de las dos ramificaciones, originando así un eje principal con ramas laterales; 2) aplanamiento, en el cual las dicotomías situadas en dos o más planos pasan por evolución a dicotomías situadas en un solo plano; 3) singénesis de hojas y de ejes mediante fusión de telomas y de mesomas adyacentes; 4)

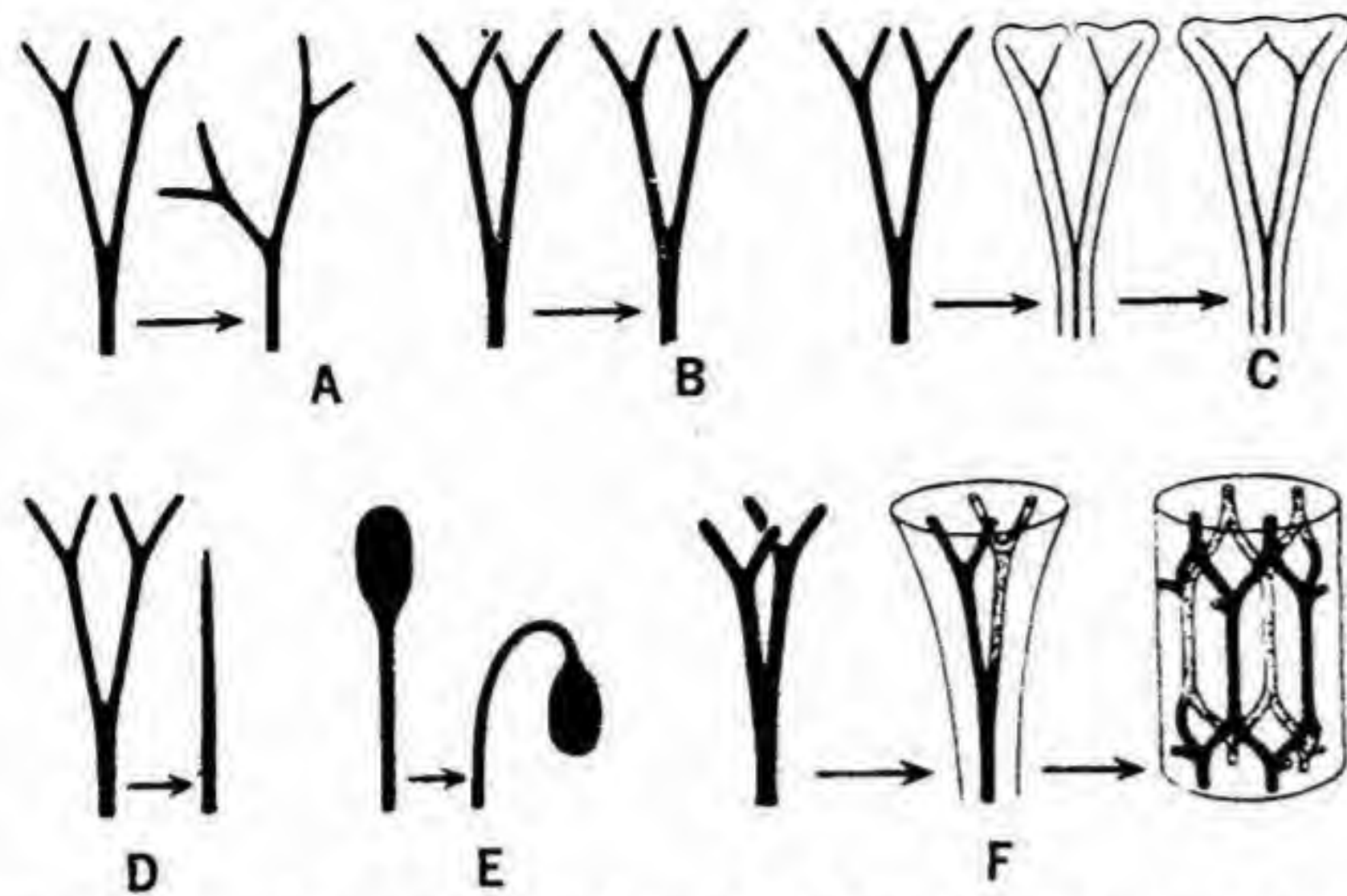


FIGURA 28-4 Principales procesos según la teoría del Teloma: A, dominancia apical; B, aplanamiento; C, singénesis para dar una hoja; D, reducción; E, incurvación; F, singénesis para dar un eje. (Según Zimmermann, con permiso del Birbal Sahni Institute of Palaeobotany.)

reducción de los telomas y de los mesomas, y 5) incurvación de los telomas fértiles, para dar una estructura como el esporangióforo de *Equisetum*.

La hipótesis principal establece que todas las formas que se encuentran en las diversas divisiones de las plantas vasculares se han originado mediante diferentes combinaciones de estos procesos elementales. Así, en los licopodófitos se supone que la reducción ha sido el factor principal; en las articuladas, el aplanamiento y la reducción de las hojas, y la incurvación de los esporangióforos; y en los helechos, el aplanamiento, la dominancia y la singénesis de la hoja han sido los más importantes. Mediante complicadas elaboraciones, Zimmermann y otros han explicado el desarrollo evolutivo de casi todos los tipos estructurales de plantas. Debe subrayarse que la concepción del teloma es teórica, y que si bien puede explicar determinados procesos evolutivos, no por ello ha de gozar de una aplicación universal. Muchos de los pasos o fases de la teoría no están documentados mediante fósiles, y es posi-

ble que no correspondan a lo que tuvo lugar en la realidad.

TEORIA DE LA ENACION

La teoría de la enación fue formulada por Bower, y se aplica principalmente a las plantas vasculares. De acuerdo con esta teoría, las hojas del tipo de los microfilos (como las de los licopodios) evolucionaron a partir de un eje afilo, como en *Rhynia*, por gemación o enación del tallo. Al ir progresando la evolución, esta expansión se fue extendiendo y el rastro foliar hizo lo mismo, penetrando cada vez más en el limbo. Al final, se habían originado por evolución los grandes apéndices o megafilos, como las frondes de los helechos. En muchos aspectos, las teorías de la enación y del teloma son parecidas, con las máximas diferencias centradas en las concepciones de la dominancia, aplanamiento y singénesis, de la teoría del teloma.

BIBLIOGRAFIA

- Andrews, H. N., "Evolutionary Trends in Early Vascular Plants". *Cold Spring Harbor Symp.*, 24: 217-234 (1959).
- Bower, F. O., *The Origin of a Land Flora*. Londres: Macmillan & Co. Ltd. (1908).
- Corner, E. J. H., "Evolution". En MacLeod, A. M. y Copley, L. S., *Contemporary Botanical Thought*. Edimburgo: Oliver and Boyd Ltd. (1961). Págs. 95-197.
- Davis, P. H. y Heywood, V. H., *Principles of Angiosperms Taxonomy*. Edimburgo: Oliver and Boyd Ltd. (1963).
- Kulp, J. L., "Geological Time Scale". *Science*, 133: 1105-1114 (1961).
- Simpson, G. G., *The Major Features of Evolution*. Nueva York: Columbia University Press (1953).
- *Principles of Animal Taxonomy*. Nueva York: Columbia University Press (1961).
- Sokal, R. R. y Sneath, P. H. A., *Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. (1963).
- Sporne, K. R., "Statistics and the Evolution of Ficotyledons". *Ecology*, 8: 55-64 (1954).
- "The Phylogenetic Classification of the Angiosperms". *Biol. Rev.*, 21: 1-29 (1956).
- "On the Phylogenetic Classification of Plants". *Am. J. Bot.*, 46: 385-394 (1959).
- Stebbins, G. L., *Variation and Evolution in Plants*. Nueva York: Columbia University Press (1950).
- "Cytogenetics and Evolution of the Grass Family". *Am. J. Bot.*, 43: 890-905 (1956).
- Stewart, W. N., "More about the Origin of Vascular Plants". *Plant Sci. Bull.*, 6: 1-5 (1960).
- Zimmermann, W., "Main Results of the Telome Theory". *Palaeobotanist*, 1: 456-470 (1952).
- *Die Phylogenie der Pflanzen*, 2.^a ed. Stuttgart: G. Fischer (1959).

GLOSARIO

abaxial Situado mirando en dirección opuesta a donde se encuentra el eje de la planta.

acérvulo Estructura fúngica en forma de disco o de almohadilla sobre la cual se forman conidios y conidióforos.

ácido líquénico Ácido orgánico insoluble en agua, producido por algunos líquenes; con frecuencia se acumula en forma de cristales.

acinetó Espora perdurante, de pared gruesa, de las algas, que en general incorpora la pared celular de la célula vegetativa originaria.

acrocárpico En las briófitas, forma de crecimiento en la cual el gametófito es erecto y el esporófito remata el eje principal.

acrógino En las jungermanniales, tipo de organización en la cual la célula apical produce los gametangios, sosteniendo así el esporófito en posición terminal.

actinomorfo En las flores con simetría radial, por ejemplo, simétrica respecto a más de un plano.

actinostela Protostela con el tejido vascular dispuesto en brazos radiales entremezclados con el parénquima.

actual Viviente; se aplica a las plantas que viven en nuestros días.

adaxial Situado mirando al eje de la planta.

adnato Tipo de organización en el cual dos o más piezas están soldadas.

adventicio Dícese de una estructura que no se origina en el lugar usual (como las raíces adventicias que nacen de un tallo y no de una raíz).

aerénquima Tejido cortical que posee espacios aéreos en el parénquima.

agamospermia Formación asexual de un embrión y desarrollo subsiguiente de una semilla.

agar Sustancia ficocoloide compleja que se encuentra en la pared celular de algunos rodófitos; se prepara como producto comercial y se emplea para solidificar medios de cultivo.

agregación Movimiento de las amebas de los acrasiomycetes hacia un mismo punto, previo a la formación del pseudoplasmodio.

albuminoso Se dice de las semillas que poseen endosperma al llegar a la madurez.

alelos Genes distintos que se encuentran ocupando el mismo locus sobre cromosomas homólogos.

algina Sustancia ficocoloide que se encuentra en las paredes celulares y en los espacios intercelulares de los feófitos (tiene interés comercial).

almidón de cianófitos Polisacárido de reserva, constituido por uniones α , 1-4, 1-6 glicosídicas; se le considera una amilopectina.

almidón de florideas Polisacárido de reserva compuesto por uniones glicosídicas α , 1-4, 1-6 y 1-3, que se encuentra en los rodófitos; hasta cierto punto parecido a la amilopectina.

alopoliploide Poliploide originado por un cruzamiento interespecífico, con lo cual contiene dos genomas distintos.

alotetraploide Tetraploide originado por duplicación de los dos genomas distintos, a partir de un cruzamiento interespecífico.

alternancia de generaciones Alternancia de una fase sexual productora de gametos con una fase productora de meiósporas; de ordinario, corresponde a la alternancia de una generación haploide con otra diploide.

ameboide Parecido a una ameba.

amento Inflorescencia en espiga, que normalmente posee brácteas escumiformes y es péndula.

amiloide Que da la reacción del almidón, es decir que toma una coloración azul negruzca después de adicionar una solución de yodo.

amilopectina Polisacárido de reserva compuesto por uniones de α , 1-6, 1-4 glucósido; se conoce también con el nombre "componente ramificado" del almidón.

amilosa Parte del almidón, un polisacárido de reserva, compuesta por uniones α , 1-4 glucósido.

amitótico División de la sustancia nuclear por fisión o escisión, sin formación de cromosomas visibles.

anacrógino Organización de algunas hepáticas en las cuales los gametangios tienen una posición lateral, y han sido formadas a partir de células subapicales, con lo cual el esporófito se halla implantado lateralmente.

anaerobio Organismo capaz de vivir en ausencia de oxígeno libre.

anastomosarse Juntarse o soldarse, como los nervios de ciertas hojas.

anátropo Tipo de posición del óvulo respecto del carpelo, con el micrópilo en dirección a la placenta (antófitos).

androceo Término que designa el conjunto de los estambres de una flor.

androgametófito En las plantas con semillas, gametófito existente dentro de la pared del grano de polen, que produce los androgametos.

andróspora En las plantas con semillas, meióspora que produce el gametófito masculino (androgametófito); en las edogoniales (clorófitos), mitóspora haploide que produce un filamento masculino enano.

androsporangio En las plantas con semillas, meiosporangio que produce andrósporas.

androsporofilo En las plantas con semilla, el apéndice que sostiene el androsporangio.

androstróbilo Estróbilo que posee microsporangios o sacos polínicos.

anemofilia Polinización por el viento.

aneuploide Que no tiene el número usual de cromosomas, debido a la pérdida de un cromosoma o a la adición o pérdida de un cromosoma adicional.

anficribral Tipo de disposición vascular en el que el floema rodea al xilema.

anfifloico Disposición del floema a ambos lados del xilema.

anfigastos Hojitas generalmente pequeñas, que forman una fila localizada en la parte ventral del tallito de algunas hepáticas, especialmente jungermanniales.

anfígeno Que crece todo alrededor o sobre la totalidad de la superficie.

anfipoliploide Un tipo de alopoliploide.

anfitecio Capa externa de células que se encuentra en las primeras fases del embrión de la cápsula de los briófitos.

anfítrico Dícese de la célula bacteriana que presenta flagelos en ambos polos.

anfítropo Se usa refiriéndose a un óvulo fijado por el centro, y por ello con su eje largo paralelo a la superficie de la placenta.

angiosperma Planta vascular con semillas cubiertas y protegidas por un carpelo; denominada también antófito o planta con flores.

anillo En los basidiomicetes, resto del velo parcial que rodea el pie; en los briófitos y en los pterófitos, anillo de células especializadas que se encuentra sobre el esporangio y está indirectamente relacionado con la liberación de las esporas.

anillo nodal Anillo continuo de xilema y de floema existente en los nudos del tallo de *Equisetum* (artrófitos).

anisogamia Fusión de gametos de forma parecida pero de tamaño distinto; en general, el gameto mayor se considera el femenino y el menor el masculino.

antera Parte terminal del estambre, que presenta los androsporangios o sacos polínicos.

anteridio Gametangio que produce gametos masculinos; en los hongos y en las algas es una sola célula; en los briófitos y plantas vasculares consta de muchas células, parte de las cuales son células estériles que constituyen la cubierta.

anteridióforo Rama especializada que presenta los anteridios, en los miembros de las marcanciales (hepáticas).

antesis Momento de la floración.

anticlinal Perpendicular a la circunferencia o a la superficie.

antípoda Célula vegetativa que se encuentra en el ginogametófito maduro de los antófitos, de ordinario localizada en situación opuesta al micrópilo.

aparato ovular El óvulo y dos núcleos sinérgidos situados en el extremo micropilar del ginogametófito de los antófitos.

apéndice Parte superior especializada del eje de una inflorescencia, que no lleva flores; es característico de las aráceas (antófitos).

aplanamiento Evolución desde la estructura dicotómica con ramificaciones situadas en dos o más planos hasta la disposición de las ramificaciones en un solo plano.

aplanogameto Gameto no nadador.

apianóspora Espora no nadadora.

apocárpica Disposición en la cual los carpelos están separados o no soldados.

apófisis Región basal hinchada de la cápsula de algunos musgos.

apogamia Tipo de reproducción en la cual el embrión se desarrolla sin previa fusión de los gametos.

apomixis Tipo de reproducción asexual que sustituye o actúa como sustitutivo de la reproducción sexual.

apotecio Asocarpio (con frecuencia cupuliforme o discoidal) en el cual el himenio está abierto y expuesto al llegar las ascósporas a la madurez.

aquenio Fruto seco, indehiscente, monospermo.

arbusto Planta lignificada baja, generalmente perenne, con muchos tallos y ramas desde el nivel del suelo.

areola Dibujo de la pared de las bacilarioficeas que consiste en áreas delgadas rodeadas por costillas de sustancia silíceas y provistas de un gran número de poros muy diminutos.

arilo Cobertura carnosa de alguna semilla; en los coniferófitos, está formado por una proliferación carnosa del pedúnculo; en los antófitos tiene diversos orígenes, y en general aparece en plantas tropicales.

arista Apéndice rígido.

arquegonio Gametangio particular que produce gametos femeninos; en general tiene forma de botella con un cuello alargado y una parte hinchada, que contiene solamente un óvulo.

arquegonióforo Rama especializada que en los miembros de las marcanciales (hepáticas) lleva arquegonios.

arquesporio Masa de células a partir de la cual se originan las células esporógenas.

articulado Septado o segmentado.

artróspora Espora de los eumicetes producida por fragmentación de las hifas.

asca Célula en forma de saco en la cual se producen las ascósporas; en la mayoría de los ascomicetes, es la misma célula en la cual se realiza la cariogamia y la meiosis.

asca bitunicada Asca con una pared constituida por dos capas.

asca unitunicada Asca cuya pared aparece formada por una sola capa.

ascocarpo Estructura portadora de ascas, o "fructificación" de los euascomicetes.

ascogonio En los euascomicetes, células femeninas que reciben los núcleos del anteridio.

ascóspora Espora que se forma dentro de un asca, típicamente a continuación de una división meiótica y otra mitótica.

ascostroma Estroma en el cual se desarrollan lóculos y ascas.

aserrado Provisto de dientes asimétricos.

asimilador Que crece y absorbe alimentos; vegetativo o no reproductor.

autoico Se aplica este término a los hongos parásitos que requieren un solo hospedante para completar su ciclo vital.

autopoliploide Poliploide formado por duplicación de un solo genoma.

autotrófico Organismo que requiere solamente sustancias inorgánicas y luz como fuente de energía para vivir.

auxóspora Célula de las bacilarioficeas que se origina generalmente por singamia.

auxotrófico Dícese de las algas fotosintetizadoras que necesitan un aporte externo de algunas sustancias orgánicas.

- axial** De posición central; como en algunas algas, en donde el cloroplasto ocupa una posición central dentro de la célula.
- axila** Angulo entre el eje del tallo y la hoja u otro apéndice cualquiera fijado sobre él.
- bacilo** Bacterio en forma de bastoncito recto.
- bacterioclorofila** Pigmento fotosintético que se encuentra en los bacterios fotosintetizadores purpúreos (tiolorodáceas y atiorrodáceas).
- bacteriófagos** Virus que proliferan a expensas de los bacterios.
- báculo** Apéndice cilíndrico que se encuentra sobre la pared de determinadas esporas o granos de polen.
- banda de Caspary** Engrosamiento de suberina en forma de banda que aparece en la pared celular primaria de algunas células de las plantas vasculares, especialmente típica de las células de la endodermis.
- basidio** Célula que experimenta cariogamia y meiosis, y sobre la cual se forman las basidiosporas.
- basidiocarpo** Estructura portadora de basidios, o "fructificación", de los basidiomicetes.
- basidiospora** Espora de formación exógena producida por un basidio, generalmente a continuación de la cariogamia y de la meiosis.
- basípeto** Desarrollo desde el ápice hasta la base.
- baya** Un fruto sencillito, carnoso, y normalmente indehisciente, provisto de una o más semillas, por ejemplo, el tomate.
- bentónico** Que vive generalmente fijo al fondo de los hábitats acuáticos.
- bipartición** 1) Escisión en dos; especialmente típica de los esquizomicófitos, levaduras y algunos mixomicetes y cianófitos; se denomina también esquizogénesis.
2) Reproducción que se realiza cuando una sola célula se divide en dos partes teóricamente iguales.
- bipolar** Tipo de compatibilidad sexual de algunos eumicetes, en los cuales existen sólo dos factores (tales como A y a).
- bisexual** Que tiene dos estructuras reproductoras sexuales (masculina y femenina), producidas por un solo individuo.
- "blanc mange"** Postre preparado con leche y sustancias gelatinosas o amiláceas.
- blefaroplasto** Orgánulo celular relacionado con los flagelos; puede encontrarse en la base de éstos, como en algunos hongos y algas; o relacionado con el núcleo, como en los cicadófitos.
- blindado** Provisto de placas articuladas que recubren la superficie de la célula, como ocurre en algunas dinofíceas.
- "bloom"** Densa floración de algas planctónicas, debida a un crecimiento brusco, que comunica a la pieza de agua un color muy marcado.
- bloque de entrecruzamiento** Genes que se encuentran sobre el mismo cromosoma y se transmiten en bloque a la descendencia.
- bráctea** Estructura foliácea que recubre una o más flores u otros órganos reproductores.
- bractéola** Pequeña bráctea.
- brote corto** Véase braquiblasto.
- bulbilo** Tipo especial de propágulo, con frecuencia con hojas engrosadas, que actúa como medio de propagación vegetativa.
- bulbo** Propágulo modificado, en el cual las hojas están engrosadas, sobre todo en la base.
- caduco** Caedizo; no persistente.
- cálaza** Parte basal del óvulo, en contacto con el pedúnculo, y situada en el punto opuesto del extremo micropilar.
- caliptra** Pared acrecida del arquegonio que rodea y protege al esporófito durante su desarrollo en los briófitos, formando en la mayoría de los musgos una cofia protectora sobre la cápsula.
- cáliz** Verticilo estéril externo de piezas florales constituidas por sépalos.
- calosa** Sustancia constituyente en la pared celular en las laminariales (feofíceas).
- cámara polínica** Cámara en forma de botella situada en la parte superior de la nucela del óvulo, adonde llega el polen, en los espermatófitos distintos de los antófitos.
- cámbium** Meristemo lateral de las plantas vasculares, que produce xilema secundario, floema secundario y parénquima, normalmente dispuesto en filas radiales.
- campanulado** En forma de campana.
- campilótropo** Término empleado refiriéndose a los óvulos que han crecido por un lado más deprisa que por el otro, llevando así el micrópilo hasta la proximidad del hilo.
- canal carinal** Canal largo y estrecho que se encuentra en el tallo de algunos artrófitos, al parecer a resultas de la descomposición de células del protoxilema.
- canal central** La cavidad que ocupa la parte central en los tallos aéreos de los artrófitos, originada por desagregación de la médula.
- canal mucilagínifero** Células alargadas existentes en la corteza de algunos feófitos y de algunos cicadófitos, que puede contener y conducir sustancias mucilaginosas.
- canales valeculares** Canales llenos de aire que alternan en posición con los haces vasculares en el tallo de algunos artrófitos.
- capa de abscisión** Capa celular que se desintegra para formar tejido suberoso de modo que una parte de la planta se separa del resto de ella (normalmente se refiere a hojas u órganos fértiles).
- capa hipotecial** Capa estéril situada bajo el himenio de los ascomicetes.
- capilicio** En algunos hongos y mixomicetes, conjunto de filamentos finos (con frecuencia formando un retículo) entremezclados con las esporas.
- capitado** Terminado en forma de cabeza.
- capítulo** Pequeña cabeza; en las esfágnidas (musgos) denso grupo de ramas situadas en el ápice del gametófito; en los antófitos, inflorescencia formada por un agregado denso de flores sésiles sobre el pedúnculo apianado.
- cápsula** En los esquizomicófitos, capa mucilaginosa que rodea la pared celular; en los briófitos, el recipiente esporífero que contiene meiósporas y tejido estéril; en los antófitos, tipo de fruto seco dehiscente, formado por más de un carpelo.
- cariogamia** Fusión de dos núcleos sexuales después de la fusión de los protoplastos (plasmogamia).
- caroteno** Nombre genérico aplicado a un grupo de pigmentos carotenoides con naturaleza de hidrocarburo.
- carotenoides** Grupo de pigmentos liposolubles amarillos o anaranjados; comprende el caroteno y los pigmentos xantofílicos.
- carpelo** Lóculo ovulífero del ovario, característico de los antófitos.
- carpocéfalo** Rama erecta especializada, portadora de esporangios, que se encuentra en las marcanciales.
- carpogonio** Gametangio femenino de los rodófitos.
- carpóspora** Espora (que puede ser haploide o diploide) producida por un carposporangio en los rodófitos.
- carposporangio** Esporangio producido directa o indirectamente por la división del núcleo del cigoto en los rodófitos.
- carposporófito** Grupo de carposporangios dispuestos en cadena (sobre los filamentos de un gonimoblasto) en los rodófitos; se denomina también gonimoblasto.
- carragenina** Ficocoloide complejo que se encuentra en la pared celular de algunos rodófitos (producto expendido en el comercio).
- catafilo** Pequeña hoja escumiforme que sirve con frecuencia para la protección.
- caudícula** Pedúnculo filamentoso que reúne los polinios de las orquídeas.
- caulidio** Tallito del gametófito de los briófitos sobre el que se encuentran los órganos fotosintetizadores y los reproductores.
- caulinar** Perteneciente al tallo u originado a partir de él.
- cefalodio** Liquen epifítico que crece, tomando la forma de una protuberancia verruciforme, sobre la superficie superior del liquen hospedador.
- célula andrógena** Célula existente en el grano de polen, que origina directamente gametos masculinos.
- célula anexa** Célula especializada del parénquima floemático de los antófitos, originada a partir de la misma célula precursora que la célula adyacente, integrante del tubo criboso.
- célula auxiliar** En algunos rodófitos, células a las cuales es transferido el núcleo diploide del cigoto y en donde se inicia el desarrollo del carposporófito.

célula basal Célula especializada que se origina a partir de la rama carpogonial en algunas florideofícidas (rodófitos).

célula cribosa Tipo de célula floemática característica de las plantas vasculares criptógamas.

célula del tubo Célula del androgametófito que se cree regula la producción del tubo polínico.

célula lageniforme Célula en forma de retorta, provista de un poro apical, que se encuentra revistiendo el tallito de algunas esfágnidas (musgos).

célula madre de la espora Célula que experimenta una o varias divisiones (sean mitóticas o meióticas) para producir dos o más esporas.

célula nadadora Célula flagelada formada por germinación de las esporas de los mixomicetes.

célula protálica Cada una de las células estériles que se forman durante el desarrollo del grano de polen de los espermatófitos distinto de los antófitos.

célula traqueal Resto de célula que forma parte de una tráquea.

células albuminíferas Células parenquimáticas del floema de las gimnospermas relacionadas morfológicamente y fisiológicamente con las células cribosas, pero no derivadas a partir de los mismos primordios.

células del canal del cuello Fila interna de células existente en la región del cuello del arquegonio. Al alcanzar la madurez, se desintegran.

células del felema Células suberosas que forman la capa externa de la peridermis.

células epiteliales Células productoras de resinas que se encuentran en los canales resiníferos de algunos coníferos.

celulosa Principal polisacárido constituyente de la pared celular de la planta, constituido por enlaces glicosídicos β -1,4, 1-6.

cenobio Colonia de células algales de disposición celular definida y número que no aumenta al alcanzar la madurez.

cenocito Célula plurinucleada (o talo), carente de paredes internas que individualicen las células. Generalmente filamentoso.

cenozigoto Zigoto multinucleado de algunas zigomicétidas (ficomicetes).

centríolo Órgano celular que se encuentra junto al núcleo y que probablemente está relacionado con los flagelos; en general es típico de las células animales.

centrípeto Desarrollado desde la periferia en dirección al centro.

centroplasma Parte interna, con frecuencia incolora, del protoplasto de los cianófitos.

cianoficina Sustancia de reserva, de naturaleza proteica, que se encuentra en los cianófitos.

cicatriz foliar Región romboidal o circular en donde, sobre el tallo de las lepidodendrales (licopodófitos) se implantaba una hoja.

cifela Depresión en forma de copa que forma una abertura regular en el córtex inferior de algunos líquenes foliáceos.

cilio Pelo marginal filamentoso; en los líquenes, prolongación filamentosa del talo; en los briófitos pueden aparecer sobre las hojas o entre los dientes del peristoma interno; también se emplea este término para designar órganos móviles casi idénticos a un flagelo corto.

cima Inflorescencia ramificada, aplanada o convexa por arriba, en la cual la flor terminal de cada eje florece en primer lugar.

circinada Tipo de vernación caracterizada por el enrollamiento en forma de báculo de las hojas (frondes) jóvenes de las filicales (pterófitos).

circuncisa Dehiscencia realizada por separación de un opérculo mediante una fisura en forma de circunferencia, como ocurre en diversos frutos capsulares.

ciste Cuerpo resistente, con aspecto de espora (a menudo con membrana gruesa), que se origina por redondeamiento de células reproductoras (eumicetes y mixomicetes) o de células vegetativas (esquizomicetes y algunas algas).

cistidio Estructura estéril que aparece en el himenio de algunos basidiomicetes.

cistocarpio En las floridofícidas (rodófitos) se denomina así a la estructura que comprende el gonimoblasto (carposporófito) y el gametófito que lo rodea (tejido gametofítico).

citoquinesis División citoplasmática que, normalmente, se produce a continuación de la división nuclear.

cladodio Ramita de aspecto foliáceo.

clamidóspora Espora de pared gruesa, y de liberación difícil, producida por concentración en un cuerpo redondeado del contenido de células hifales.

cleistotecio Ascocarpo en el cual, al llegar a la madurez las ascósporas, el himenio queda completamente rodeado por una pared.

clorofila Nombre genérico aplicado a un grupo de pigmentos fotosintetizadores liposolubles.

clorofila de Chlorobium Pigmento fotosintetizador que se encuentra en los bacterios verdes del azufre (clorobacteriáceas).

cloroplasto Órgano celular con estructura lamelar, que contiene pigmentos clorofílicos y carotenoides.

clusa Una pequeña nuez.

coco Célula bacteriana esférica.

cocoide Tipo de célula o tipo morfológico de forma redondeada, esférica.

coherente Con las distintas partes soldadas (véase connado).

colpado El grano de polen provisto de uno o varios surcos (colpos) en la exina.

colpo En la exina del grano de polen, surco que va de uno a otro polo.

colporado El grano de polen provisto de surcos (colpos) y de poros.

columela Pequeña columna; en los mixomicetes suele corresponder a la continuación del estipe hacia el interior del esporangio y puede tener naturaleza capilicial; en los ficomicetes, septo bulboso del esporangióforo; en las antocerotas y en los musgos, columna central formada por células estériles y rodeada por la capa esporógena que se encuentra en el esporangio.

columna En las orquídeas, estructura formada por la unión del androceo y el gineceo.

comisura Abertura en forma de fisura estrecha, que se encuentra en la cicatriz de la tétrade de las esporas de la mayoría de las plantas terrestres.

conceptáculo En algunos feófitos, cavidad del talo en donde se forman gametangios.

concrecencia Crecimiento conjunto o soldadura de partes originariamente separadas.

condriosoma Órgano celular en el cual se realiza la respiración celular.

conduplicado Doblado longitudinalmente y formando un grupo.

conidio Tipo de espora asexual, no producida en un esporangio; en realidad, parte de una hifa capaz de separarse de ella.

conidióforo Hifa especializada, portadora de conidios.

conjugación Copulación, en especial de isogametos o de isogametangios; en los esquizomicófitos, transporte de material genético desde un donador hasta un receptor; en los ficomicófitos y en algunas clorofíceas, fusión de los protoplastos de los gametangios; en las levaduras y en otros organismos, fusión de los protoplastos celulares después de la formación de un tubo de conjugación.

connado Refiriéndose a dos piezas iguales, soldado.

cono Estróbilo compacto formado por esporofilos y en ocasiones por brácteas engrosadas.

contexto Parte interna estéril del sombrero o pileo, de la mayoría de los basidiomicetes.

coriáceo Con la consistencia del cuero.

cormo Tallo subterráneo, corto y engrosado, de posición vertical.

corola Verticilo de piezas florales constituido por pétalos (situado interiormente respecto del cáliz).

corona Células separadas de las de recubrimiento que tapizan el oogonio de las carofíceas y forman la capa externa de la núcula.

corpus El cuerpo central de un grano de polen provisto de vesículas, por ejemplo, en los coníferos.

córtex Tejido situado por debajo de la epidermis pero no en posición central.

corteza En las plantas vasculares, tejidos que se encuentran por encima del cámbium vascular.

corticado Provisto de córtex; parenquimático.

- costilla (o costa)** En las bacilariofíceas, ornamentación de la pared formada por dos costillas bien delimitadas y provista de finos poros (estrías); en los briófitos, región del nervio medio de la hojita o del talo.
- cotiledon** Primera hoja producida por el embrión de los espermatófitos, denominada también hoja seminal.
- crásula** Engrosamiento del material intercelular y de la pared primaria, que se realiza en algunas traqueidas, junto al borde de un poro areolado.
- crenulado** Recortado en forma de almena.
- cripta** Parte posterior dilatada de la invaginación flagelar de algunas células nadadoras tales como las criptofíceas.
- crisolaminarina** Polisacárido de reserva, constituido por enlaces β , 1-3, 1-6 glicosídicos, que se encuentra en los crisófitos y en las xantofíceas; se le denomina también leucosina.
- cromátida** Cada una de las dos mitades longitudinales idénticas de un cromosoma.
- cromatóforo** Orgánulo celular, portador de pigmentos, pero desprovisto de estructura lamelar, que se encuentra en los esquizomicófitos fotosintetizadores y en ciertos animales.
- cromatoplasma** Parte periférica, generalmente pigmentada, del protoplasto de los cianófitos.
- cromosoma** Cuerpo nuclear en forma de cilindro alargado, recto o acodado, portador de genes dispuestos según un orden lineal.
- cruciado** En forma de cruz.
- crustáceo** Tipo morfológico del talo de los líquenes que crecen firmemente adheridos al sustrato.
- cuello** Parte alargada del arquegonio que es recorrida por el gameto masculino hasta alcanzar el gameto femenino.
- cuerpo nuclear** Estructura de las células de los bacterios y de las cianofíceas en donde se encuentra la sustancia nuclear incluida en una matriz distinta del citoplasma.
- cuerpo paraflagelar** Hinchamiento próximo a la base del flagelo de algunos euglenófitos; probablemente actúa como fotorreceptor.
- cúpula** Tejido esporofítico que rodea total o parcialmente a los óvulos; se encuentra con especial frecuencia en algunos pteridospermófitos y en las semillas primitivas del Carbonífero.
- cupulado** En forma de copa o cúpula.
- cutina** Sustancia cerosa que recubre la superficie celular en contacto con el exterior, en las plantas vasculares y en algunos briófitos. Esta capa se denomina cutícula.
- decurrente** Que se extiende hacia abajo.
- decusado** Dícese de los pares de apéndices que aparecen de modo alterno formando ángulo recto entre los dos pares inmediatos (normalmente se aplica a hojas, esporofilos o ramas).
- dehiscencia** Tipo de apertura al llegar a la madurez.
- delicuescencia** Fenómeno por el cual un órgano, tejido, célula, etc., se transforma en un líquido.
- dermatógeno** Capa meristemática que origina la epidermis.
- deslizamiento filético** Desplazamiento evolutivo aparente de los esporangios de los helechos, desde una posición terminal hasta una marginal y abaxial sobre la hoja.
- desnudo** Carente de placas articuladas, como ocurre en algunas dinofíceas.
- detritus** Materia orgánica en forma de partículas.
- diadelfos** Estambres agrupados en dos haces o grupos.
- dicarion** Par de núcleos —por ejemplo, dos núcleos conjugados— que se encuentra en las hifas ascógenas y en las hifas secundarias de los basidiomicetes.
- dicotiledóneas** Grupo de antófitos caracterizados por poseer dos hojas seminales, tallo dictiostélico con cámbium, y partes florales en número de cuatro o de cinco o de múltiplos de estos números, por verticilo.
- dicótomo** Ramificado de modo que los dos brazos son más o menos iguales.
- dictiosoma (aparato de Golgi)** Serie de vesículas que se encuentran en el citoplasma.
- dictiostela** Estela con disposición cilíndrica del xilema y del floema en haces vasculares separados; corresponde a un tipo modificado de la sifonostela.
- dientes del perístoma** Estructuras pluricelulares en forma de dientes que rodean la boca o perístoma en las cápsulas de los musgos.
- digitado** En forma de dedo.
- dioico** Dícese de los espermatófitos en los cuales los estróbilos o flores políniferos y los estróbilos o flores ovulíferos se encuentran en plantas separadas.
- diorca** Provisto de dos poros de protoxilema.
- diploide** Provisto de un solo conjunto de parejas de cromosomas (dos veces el número de cromosomas que se encuentra en los gametos); $2n$.
- diploidización** Proceso que se da en algunas floridofíceas (rodofíceas) en las cuales una célula haploide especializada (célula auxiliar) recibe un núcleo zigótico diploide u otro derivado de éste.
- discoideal** Redondeado y/o aplanado, con los bordes redondeados.
- diseminulo** Porción de una planta que da origen a una nueva planta.
- distal** Alejado del punto de fijación.
- distromático** Dícese del talo formado por dos capas de células.
- división conjugada** División simultánea de los dos núcleos de una célula dicariótica.
- DNA (ácido desoxirribonucleico)** Principal componente (genético) de los cromosomas; interviene en la transmisión de la herencia.
- drupa** Tipo de fruto carnoso que contiene generalmente una semilla, encerrada en un endocarpo pétreo, por ejemplo, la cereza.
- drupéola** Pequeño fruto en forma de drupa.
- "duise"** Preparado comestible a base de *Rhodymenia* (rodófitos); producto comercializado.
- ecidio** Estructura (con frecuencia en forma de copa) en la cual se forman las ecidiósporas.
- ecidióspora** Espora dicariótica producida en un ecidio de las uredinales (heterobasidiomicetes).
- ectexina** Capa externa de la exina de los granos de polen o de las esporas de plantas vasculares y briófitos.
- ectofloica** Disposición del floema en la parte externa del xilema.
- ectoplasma** Parte periférica del citoplasma de las células bacterianas, que generalmente se tiñe con mayor intensidad que la zona interna.
- efuso** Dícese de los basidiocarpos extendidos sobre la superficie del sustrato o aplanados.
- efuso-reflexo** Se aplica a los basidiocarpos con una parte resupinada unida al sustrato y una parte superior periférica que se extiende hacia fuera formando un principio de sombrero.
- eláter** Célula hidrosópica estéril, que en la cápsula de muchas hepáticas se encuentra entre las esporas; en *Equisetum*, parte externa de la meióspora.
- elemento criboso.** Cada una de las células que constituyen un tubo criboso.
- embriogenia** Formación del embrión.
- embrional, tubo** Fila de células producidas por la fila basal de células suspensoras en el embrión de las plantas vasculares; denominado también suspensor secundario.
- enación** Protuberancia formada sobre cualquier superficie vegetal, pero normalmente se aplica a la formada localmente sobre un tallo.
- endarco** Tipo de maduración del xilema en donde los elementos xilemáticos más antiguos (el protoxilema) están próximos al centro del eje.
- endexina** Capa interna de la exina de los granos de polen o de las esporas de plantas vasculares y briófitos.
- endocarpo** Capa interna de la pared del carpelo, o del pericarpo del fruto (en los antófitos).
- endodermis** Capa interna de tejido cortical que se encuentra en las plantas vasculares; con frecuencia presenta células con las paredes engrosadas sobre la superficie periclinal, con o sin bandas de Caspary, y que con frecuencia envuelve cada uno de los haces vasculares.
- endófito** Planta que vive en el interior de otra.
- endógeno** Desarrollado desde dentro; en las jungermanniales (hepáticas), se aplica al tipo de ramificación producida a partir de células

caulinarias internas, que se abre paso a través de las células maduras.

endosperma Reserva alimenticia celular de los antófitos originada después de una doble fecundación.

endóspora Espora formada en el interior de una célula vegetativa; en los esquizomicófitos, espora resistente, provista de paredes gruesas; en los cianófitos, espora de membrana delgada; este término se emplea también para designar la capa interna de la pared esporal.

endospórico Tipo de desarrollo de un gametófito dentro de los límites de la pared esporal.

endostoma Peristoma interno.

endotecio Capa interna de células que se encuentra en las primeras fases del desarrollo embrionario de la cápsula de los briófitos.

engrosamiento anular Cada uno de los engrosamientos secundarios de las tráqueas y traqueidas.

engrosamiento escalariforme Pared secundaria formada por materiales depositados en forma de escalera en los elementos de las tráqueas y de las traqueidas.

engrosamiento reticulado En las traqueidas y tráqueas, engrosamiento de la pared secundaria en forma de red.

entomofilia Polinización realizada por insectos.

entrecruzamientos Intercambio de material genético por ruptura y soldadura cruzada entre cromátidas hermanas.

entrenudo Parte del eje situada entre dos nudos.

enucleado Carente de núcleo.

epicótilo Parte de una semilla situada sobre los cotiledones, que al desarrollarse originará el brote (es decir tallos, hojas, etc.).

epidermis Capa o capas de células que revisten las plantas.

epífita Planta que crece sobre otra, sin establecer ninguna relación nutricional con ella.

epifragma En la mayoría de las politricuidas (musgos), membrana escariosa pluricelular que queda tapando la boca de la cápsula una vez desprendido el opérculo; corresponde al ápice dilatado de la columela.

epigeo Que se desarrolla sobre la superficie del suelo.

epígino Situado sobre el gineceo, en los antófitos.

epimacio Proliferación carnosa que en las podocarpáceas (coniferófitos), recubre el óvulo.

epiteca Mitad externa de la pared celular, o frústulo, de la célula de las bacilariofíceas.

epitecio Capa de la superficie himenial del apotecio formada por los ápices de las paráfisis apretadamente dispuestos, y que con frecuencia forma una capa de color vistoso.

equinado Recubierto de espinitas.

ergosterol Véase **esterol**.

eroso Irregularmente desgastado, como si estuviera raído.

escabro Rugoso o escamoso.

escamas interseminales Escamas situadas entre las semillas de un ginostrobilo, o de un ovario, compuestos.

escarificar Desgastar o cortar la cubierta seminal para estimular la germinación.

esclereida Célula del esclerénquima no alargada, sino aproximadamente isodiamétrica, y con frecuencia muy ramificada.

esclerénquima Tejido constituido por células con paredes muy lignificadas, generalmente muertas en su fase de madurez.

esclerocio En los mixomicetes, fase de resistencia, de estructura plasmodial y consistencia dura; en los eumicetes, cuerpo perdurante constituido por una masa endurecida de hifas, y con frecuencia de tamaño redondeado.

escuámula Pequeño lóbulo, laxamente fijo al sustrato, de los líquenes escuamulosos.

escuamuloso Tipo de crecimiento de algunos líquenes, parecido al foliáceo, pero con numerosos lóbulos del talo o escuámula, pequeños y laxamente unidos al sustrato.

espádice Espiga con un eje carnoso o succulento, que sostiene la inflorescencia de las arales (antófitos).

espatulado En forma de espátula; en forma de cuchara.

especie Unidad taxonómica en la cual los organismos que en ella se incluyen poseen uno o

más caracteres distintivos y generalmente se entrecruzan libremente.

espermacio Célula inmóvil que funciona como un gameto masculino en algunos ascomicetes, uredinales (basidiomicetes) y en los rodófitos.

espermátangio Estructura que en los rodófitos produce uno o más espermacios.

espermogonio Estructura en forma de botella que produce los pequeños espermacios, en algunos ascomicetes y en las uredinales (basidiomicetes).

espiguilla Unidad de la inflorescencia de las gramíneas (antófitos).

espirilo Forma morfológica helicoidal o espiral de la célula bacteriana.

espora Nombre genérico de una estructura reproductora, generalmente unicelular, pero pluricelular en algunos eumicetes, y, raramente, en los briófitos.

espora polarilocular Ascóspora líquénica caracterizada por la presencia de un septo medio grueso que le da el aspecto de espora bicelular.

esporangio Estructura en la cual se producen esporas; unicelular en las algas, hongos y bacterias; en los briófitos y plantas vasculares, es pluricelular, con una capa estéril de células protectoras.

esporangióforo Rama especial portadora de esporangios.

esporangiolo En algunos mucorales (ficomicetes) pequeño esporangio con de una a unas pocas esporas, y carente de columela.

esporangióspora Espora producida en un esporangio.

esporocarpio Estructura pluricelular portadora de esporas; cuerpo fructífero.

esporofilo Apéndice foliáceo portador de esporangios.

esporófito Planta productora de esporas (generalmente diploide) y productora de meiósporas.

esquizocarpo Fruto seco, indehisciente, que se escinde en segmentos al llegar a la madurez.

estambre Androsporofilo de los antófitos, típicamente constituido por dos sacos polínicos

sostenidos por un filamento; pieza del androceo.

estatóspora Tipo de célula de resistencia formada en el interior de una célula y con frecuencia ornamentada. Las presentan algunos crisófitos y xantofíceas.

estéfanoconto Provisto de un anillo de flagelos en la parte anterior.

estela Cilindro vascular constituido por medula, xilema, floema y periciclo.

esterigma Diminuta papila que corresponde a la implantación de las esporas sobre el basidio (basidiomicetes).

esterol Tipo de compuesto orgánico que se encuentra presente en algunas plantas, posiblemente como sustancia de reserva; los esteroides principales son ergosterol, fucosterol y sitosterol.

estigma Superficie receptora del carpelo.

estigma ocular Órgano rico en carotenoides, de color rojo o anaranjado, que se encuentra en las células nadadoras de muchas algas.

estipe Pedúnculo carente de tejido vascular; puede ser unicelular o pluricelular.

estipitado Provisto de un estipe o de un pedúnculo especial.

estípula Cada una de las piezas que, en número de un par, se encuentran en la base del peciolo.

estolón Vástago o ramita aérea; en los eumicetes, hifa aérea, normalmente provista de rizoides y de esporangióforos en los puntos de contacto con el sustrato; en las plantas vasculares, tallo aéreo, normalmente prostrado.

estoma Poro existente en la epidermis y constituido por dos células estomáticas generalmente de forma arriñonada.

estrellado En forma de estrella.

estría Fila lineal de puntos que se encuentra en las valvas de algunas bacilariofíceas.

estriado Provisto de líneas o estrías.

estróbilo Grupo o agregado laxo de esporofilos y de brácteas asociadas con ellos.

estroma Masa compacta constituida por células de un hongo, o por una mezcla de células del hongo y células del hospedante, sobre la

- cual, o en cuyo interior, se forman esporas o esporocarpos.
- etalio** Un tipo de fructificación sésil, redondeada o en forma de almohadilla formada por la confluencia de todo un plasmodio de mixomicetes o de una parte de él.
- eucárpico** En los hongos, tipo de talo con partes asimiladoras y partes reproductoras bien diferenciadas.
- eusporangiado** Tipo de desarrollo de los esporangios, en el cual la pared consta de varias capas, y en el cual se desarrollan varios primordios esporogénicos para dar la cara interna del primer primordio; este tipo de esporangios suelen ser en general grandes y producen un gran número de esporas.
- eustela** Estela cilíndrica constituida por haces vasculares anastomosados.
- evaginación** Proliferación en relieve hacia el exterior, o fuera de una vaina.
- exalbuminífero** Refiriéndose a semillas, carente de endosperma al llegar a la madurez.
- exarco** Tipo de maduración del xilema primario en el cual los elementos xilemáticos más antiguos (protoxilema) se localizan muy cerca de la parte externa del eje.
- excurrente** Se emplea refiriéndose especialmente a coníferas que tienen un tallo principal que se mantiene dominante durante la vida del árbol.
- exina** Capa gruesa y externa, constituida por esporas y granos de polen, normalmente dividida en dos capas principales: una ectexina externa y una endexina interna.
- exindusiado** Carente de indusio.
- exocarpo** Capa externa de la pared del carpelo, o pericarpo.
- exógeno** Que se desarrolla desde el exterior.
- exóspora** Tipo de espóra originada en forma basípeta, y una sola cada vez, en algunos cianófitos.
- exospórico** Desarrollo del gametófito fuera del recinto limitado por la pared esporal.
- exostoma** Perístoma externo.
- extrorsa** Dícese de la antera que se abre hacia el exterior de la flor.
- exudado polínico** Secreción del ginosporangio en el cual se conserva el polen en los espermatófitos distintos de los antófitos.
- eyectosoma** En las cloromonadofíceas, el orgánulo citoplasmático que se proyecta fuera de la membrana cuando el organismo es estimulado; véase también tricociste.
- facultativo** Se aplica a los parásitos que tienen la capacidad de vivir también en forma saprofítica además de en forma parásita.
- fagótrofo** Organismo que ingiere partículas sólidas de alimento.
- falcado** En forma de hoz.
- falsa ramificación** En algunos cianófitos, ruptura del filamento acompañada de la salida de uno de los dos extremos o de ambos fuera de la vaina.
- familia morfológica** Familia integrada por géneros morfológicos, por ejemplo, por géneros basados en estructuras reproductoras sexuales.
- fascículo** Grupo o haz apretado.
- fase imperfecta** Fase asexual de los eumicetes, en la cual pueden producirse o no esporas.
- fase perfecta** En los eumicetes, fase sexual.
- fecundación doble** Fenómeno típico de los antófitos en los cuales un núcleo espermático se une con el núcleo ovular para formar el cigoto, mientras que el segundo núcleo espermático se fusiona con el núcleo del endosperma para formar el núcleo primario del endosperma.
- felógeno** Cábium productor de tejido suberoso.
- fen** Terreno bajo y pantanoso, en general de reacción algo alcalina o neutra.
- fibra del esclerénquima** Célula alargada y atenuada en ambos extremos, provista de una pared gruesa lignificada; muerta cuando está madura; tiene importancia para la resistencia mecánica de la planta.
- fibrilla** En *Sphagnum*, engrosamientos de las paredes celulares hialinas.
- fíbula** Prolongación emitida por una célula de una hifa hasta conectar con la célula adyacente, al tiempo que la primera sufre una división, típica de las hifas dicarióticas de los basidiomicetes.
- ficobilina** Pigmento hidrosoluble, parecido al pigmento biliar, que se encuentra en los cianófitos, rodófitos y en las criptofíceas.
- ficobionte** Componente algal de un líquen.
- ficocianina** Pigmento ficobilínico azul que se encuentra en los cianófitos, rodófitos y en las criptofíceas.
- ficocoloide** Sustancia coloidal compleja producida por algas, especialmente por algunos feófitos y rodófitos.
- ficoeritrina** Pigmento ficobilínico rojo que se encuentra en los cianófitos, rodófitos y en las criptofíceas.
- filamento** Protuberancia, estructura o tipo de organización en forma de hilo; en los antófitos, el pedúnculo del estambre que sostiene la antera.
- filamentoso** Forma de crecimiento o tipo morfológico alargado, en forma de hilo.
- filidio** Apéndice foliáceo aplanado en los briófitos; se le denomina también hoja, aunque carece de todo tejido vascular.
- filiforme** En forma de filamento.
- filoclado** Lobulo extendido y aplanado, en forma de hoja, de las ramas de *Phyllocladus* (coniferófitos) y de algunos antófitos.
- filogenia** Estudio de las interrelaciones entre los grupos de organismos como reflejo de su historia evolutiva.
- filum** Una de las principales categorías empleadas en la clasificación de los organismos (con frecuencia reservada al reino animal).
- fitoplancton** Conjunto de seres vivos acuáticos de movimiento pasivo o de poder natatorio débil.
- flagelado** Se aplica a las células que poseen orgánulos adaptados al movimiento; también se aplica a un tipo de organización o tipo morfológico.
- flagelífero** Portador de flagelos.
- flagelo** Largo orgánulo celular en forma de pestaña que permite el movimiento de las células móviles; se distingue de los cilios por el tipo de movimiento producido.
- flagelo barbulado** Flagelo provisto de muchos pelos finos o mastigonemas, implantados en una o dos filas sobre toda la longitud del flagelo.
- flagelo liso** Flagelo de superficie desprovista de mastigonemas; puede tener una región distal más delgada.
- floema** Tejido de las plantas vasculares encargado de conducir y distribuir los alimentos.
- flor completa** Flor provista de estambres y de carpelos en una sola flor.
- flor imperfecta** Flor que carece de estambres o de carpelos.
- floridósido** Sustancia de reserva de algunos rodófitos.
- foliáceo** Con forma de hoja en los líquenes, tipo de crecimiento en el cual el talo, aplanado y prostrado, puede ser fácilmente desprendido del sustrato; en las algas, tipo de talo aplanado, y normalmente recto y en forma de hoja.
- folículo** Fruto seco de un solo carpelo que se escinde a lo largo de una sutura.
- fosita** Zona más delgada de la pared celular.
- fotoautótrofo** Planta autotrófica que saca la energía necesaria para su metabolismo de la luz solar.
- fotorreceptor** Orgánulo considerado como sensible a la luz; aparece como un cuerpo hinchado próximo a la base del flageo, en algunos euglenófitos.
- phototropismo** Crecimiento direccional como respuesta a un estímulo en forma de luz.
- fragmentación** Escisión en varias partes.
- fronde** Hoja de helecho, o estructura foliácea parecida.
- frondiforme** Foliáceo; en algunos musgos, en forma de lámina uniestratificada y erecta.
- fructificación** Órgano reproductor o estructura que lo produce.
- frústulo** Cada una de las mitades de la pared celular silicificada de las bacilariofíceas.
- fruticuloso** Tipo de crecimiento de los líquenes en el cual el tallo tiene forma de arbolito y está en general bien ramificado.
- fruto** Gineceo maduro que comprende además partes florales accesorias asociadas.
- fruto complejo** Fruto formado por soldadura de los carpelos de varias flores sobre un receptáculo común.

fruto compuesto Fruto formado por la fusión de muchos carpelos separados que se encuentran en una sola flor.

fruto simple Fruto originado a partir de un solo carpelo o de un solo ovario compuesto de una flor.

fucoidina Ficocoloide que se encuentra en las paredes celulares y en los espacios intercelulares de los feófitos (producto comercializado).

fucosterol Véase esterol.

fucoxantina Pigmento xantofílico característico de los crisófitos y de los feófitos.

funori Ficocoloide de algunos rodófitos (producto comercializado).

gemación Tipo de reproducción asexual en la cual se forma una pequeña protuberancia que acaba separándose de la célula progenitora.

género de órgano Nombre de género aplicado a partes de plantas fósiles que pueden ser situadas dentro de una familia; género morfológico.

género morfológico En los hongos, nombre de género basado sobre la morfología de estructuras asexuales; en plantas fósiles, nombre aplicado a fósiles de órganos que tienen la misma forma o morfología.

heterocariótico Se aplica al micelio en el que se encuentran dos o más tipos de núcleos genéticamente distintos.

heterogéneo Diferente o desigual; heterozigótico.

heteroico Se aplica a las royas (hongos parásitos) que requieren dos plantas hospedantes para completar su ciclo vital.

heterómero Talo de un líquen en el cual las células algales se encuentran concentradas en una determinada capa, lo cual da al talo un aspecto estratificado.

heteromorfo Morfológicamente desigual.

heterósporo Productor de meiósporas de dos tamaños diferentes, una de las cuales se desarrolla originando un gametófito femenino y la otra dando un gametófito masculino.

heterotalismo En las zigomicétidas (ficomicetes) y en los basidiomicetes, con talos separa-

bles en dos o más estirpes sexuales morfológicamente parecidas, y en las cuales sólo se produce la conjugación cuando se emparejan dos tipos compatibles; en las euascomicéticas (ascomicetes) este término se ha aplicado a las especies hermafroditas y autoestériles, pero se aplica con mayor propiedad sólo a los hongos que carecen de gametangios masculinos y femeninos diferenciados.

heterotriquia Presencia de filamentos erectos que parten de una porción prostrada del organismo, en algunas algas y en algunos briófitos.

heterozigoto Provisto de dos genes (o alelos) distintos, en el mismo locus de cromosomas homólogos.

hidrofilia Polinización realizada por el agua.

hifa Cada uno de los filamentos tubulares que constituyen el micelio.

hifa ascógena Hifa que se desarrolla a partir de la superficie ascogonial después de la plasmogamia y origina las ascas.

higroscópico Que absorbe fácilmente humedad y la conserva; se aplica a ciertas células o estructuras que reaccionan ante los cambios de humedad.

hilo Marca que queda en el antiguo punto de unión entre el funículo y la semilla.

himenio Agregado de ascas o de basidios y de estructuras estériles con ellas relacionadas, formando una capa continua; denominado también capa fértil.

hipanto Receptáculo en forma de tubo sobre el cual, en algunos antófitos se implantan el cáliz, la corola y el androceo.

hipnóspora Espora, formada en el interior de la célula madre, que segrega una nueva pared.

hipocótilo Parte de la plántula situada bajo los cotiledones (puede comprender la raíz).

hipodermis Capa de células inmediatamente situadas en el interior de la epidermis.

hipófisis Apófisis engrosada.

hipofleo Talo que se desarrolla bajo la superficie de la corteza.

hipogeo Que se desarrolla bajo la superficie del suelo.

hipógino En los antófitos, situado debajo del gineceo; en algunos rodófitos, situado bajo el carpogonio.

hipotalo Lámina delgada, brillante, membranosa y adherente, situada en la base de las fructificaciones de los mixomicetes.

hipoteca Mitad celular interna, o frústulo, de la célula de las bacilariofíceas.

hipotecio Capa o zona sobre la cual se encuentra el himenio en un apotecio.

histógeno Meristemo existente en la raíz o en el brote, que, en las plantas vasculares origina un determinado sistema de tejidos por diferenciación.

hoja compuesta Hoja con el limbo dividido en folíolos.

hoja simple Hoja de limbo indiviso o incompletamente dividido; no compuesta.

hojas periqueciales Hojas que rodean o recubren parcialmente los arquegonios de algunas hepáticas y de la mayoría de los musgos.

hojitas perigonales Hojitas que se encuentran rodeando los anteridios de algunos musgos y hepáticas; en las jungermanniales, se conocen también con el nombre de brácteas perigonales.

holocárpico En algunos ficomicetes, talo en el cual la totalidad del protoplasto se hace reproductora.

homocariótico Se aplica al micelio en el cual todos los núcleos tienen la misma constitución genética.

homólogo Se emplea para referirse a estructuras que tienen un origen similar (por ejemplo, cromosomas).

homómero Talo de líquen en el cual las células algales se encuentran dispersas por todo su espesor, lo cual le confiere un aspecto no estratificado.

homósporo Que produce meiósporas de un solo tipo.

homotalismo En las zigomicéticas (ficomicetes) y en los basidiomicetes que carecen de gametangios masculinos y femeninos bien diferenciados, el caso en que un solo talo es capaz de reproducirse sexualmente sin mediar la intervención de dos talos diferentes; en los ascomicetes, se usa a veces en forma inadecu-

uada en el caso de especies hermafroditas y autofértiles.

homozigótico Provisto de genes (no alelos) idénticos, situados en el mismo locus y sobre cromosomas homólogos.

hormogonio Segmento pluricelular capaz de realizar un movimiento de deslizamiento, propio de algunos cianófitos filamentosos.

hospedante Organismo vivo que actúa de sustrato y/o de fuente de energía para otro organismo.

impronta Resto fósil vegetal (normalmente de hoja o de tallo) originado por compresión sobre una superficie, durante la formación del estrato rocoso.

incrustante Adherente y completamente cubierto de caliza, como ocurre en algunos de los rodófitos coralinos prostrados.

incuba Tipo de inserción foliar que se encuentra en las jungermanniales (hepáticas), en la cual el borde superior de la hojita recubre el borde inferior de la hoja situada inmediatamente encima y en el mismo lado del tallito.

incurvación Curvatura, o arrollamiento hacia dentro.

indusio Proliferación del tejido foliar que recubre los soros de muchos pteridófitos.

inflorescencia Conjunto de flores agrupadas sobre un mismo eje.

inoperculado Se aplica a los musgos cuyos esporangios liberan las esporas mediante la abertura según un desgarrón o un opérculo de forma irregular.

integumento Capa o capas celulares externas del óvulo que recubren el ginosporangio.

intercalar Inserto entre dos células o entre dos tejidos.

intercambio de segmentos Intercambio de segmentos no homólogos entre dos cromosomas.

intersticio foliar Región del tejido parenquimático de donde parte un rastro foliar que sale del tejido vascular del tallo.

intina Capa interna y delgada de la pared de las esporas o de los granos de polen.

introrso El estambre cuya antera se abre hacia la parte central de la flor.

invaginación Repliegue hacia dentro.

inversión Mutación en la cual un segmento de un cromosoma o de la secuencia de genes se coloca al revés, en relación con el resto del cromosoma.

involucro Envoltura; en los gnetófitos, disco en forma de copa que recubre parcialmente el óvulo; en los antófitos, brácteas que recubren parcialmente a cada inflorescencia.

involuta Con los bordes arrollados hacia dentro.

isidio Protuberancia rígida de la parte superior de un líquen, que puede desprenderse y actuar como propágulo para la reproducción vegetativa.

isoconto Provisto de flagelos de igual longitud.

isodiamétrico Con todos los diámetros sensiblemente iguales; se emplea en el caso de células cuya longitud y anchura son aproximadamente iguales.

isogamia Fusión entre gametos del mismo tamaño y morfológicamente iguales.

isomorfo Morfológicamente uniforme.

kombú Producto comestible preparado con algunas laminarias (feófitos).

labelo Parte alta de la flor de las orquídeas, formada por modificación de un pétalo.

laguna Espacio existente en una célula o en un tejido; normalmente se aplica a grandes cavidades intracelulares, o a espacios aeríferos existentes en el parénquima de la hoja, del tallo o de la raíz.

lámina Hoja; en los feófitos, parte extendida y aplanada del talo.

lámina plasmodésmica Lámina media y pared celular primaria, que separan en dos mitades los plasmodesmos.

laminarina Polisacárido de reserva constituido por enlaces glicosídicos β , 1-3, 1-6, característico de los feófitos.

laminilla Lámina o capa; estructura submicroscópica del cromoplasto, sobre la cual se encuentran los pigmentos; en los briófitos, se aplica a delgadas porciones o placas de tejido a modo de lengüetas situadas sobre la superficie dorsal del talo o de las hojitas; en los basidiomicetes, la parte laminar del himenóforo de las setas.

lanceolado Estrecho y atenuado hacia cada extremo.

"laver" Nombre genérico dado a los preparados secos comestibles de algas como *Ulva* (laver verde, clorófitos) y *Porphyra* (laver púrpura, rodófitos).

lenticular En forma de lente biconvexa.

leptoma Región delgada de la exina situada en el polo distal de un grano de polen, que normalmente actúa como punto de salida del tubo polínico.

leptosporangiado Tipo de desarrollo del esporangio en el cual es una sola célula primordial la que se desarrolla para dar origen al esporangio; este tipo de esporangios suelen ser pequeños, con la pared constituida por una sola capa de células, y producen un pequeño número de esporas.

leucoplasto Plastidio incoloro, generalmente dedicado al almacenaje de almidón en la mayoría de las plantas verdes.

leucosina Véase *crisolaminarina*.

liana Planta leñosa trepadora, especialmente típica de los países tropicales.

lignina Polisacárido complejo que se encuentra en las paredes primarias y secundarias de algunas plantas vasculares.

lígula Expansión en forma de lengüeta situada sobre la superficie adaxial de las hojas y de los esporofilos de los licopodófitos heterosporos.

limbo En las plantas vasculares, parte aplanada de la hoja.

línea sifonada Línea de evolución de las algas verdes (clorofíceas) que comprende organismos con talos plurinucleados.

línea tetrasporínea Serie evolutiva de las algas verdes (clorofíceas) que va desde el tipo palmeloide al tipo filamentoso.

línea volvocínea Serie evolutiva de las algas verdes (clorofíceas). Un ejemplo de ellas es la serie de formas coloniales con células no dispuestas en filamento.

liquenina Polisacárido de reserva existente en algunos líquenes; con la solución yodo-yodurada da una reacción negativa.

lirelino Largo y estrecho.

lobulado Dividido en lóbulos.

lóculo Compartimiento, cavidad o cámara; en los ascomicetes, cada una de las cámaras estromáticas que contienen las ascas; en los antófitos, cavidad del ovario que contiene los óvulos.

lofótrico Provisto de flagelos reunidos en un pincel sobre uno o ambos polos en una célula bacteriana.

lorica Cápsula envolvente que queda separada del protoplasto, en algunas algas.

luteína Pigmento xantofílico existente en las plantas vasculares, embriófitos y en muchas algas.

mamila Protuberancia grande y redondeada (tipo de ornamentación de la pared esporal).

manana Sustancia de naturaleza polisacarídica que se encuentra en las paredes celulares de algunos rodófitos, clorofíceas y levaduras.

manitol Alcohol sacarídico que forma parte del polisacárido laminarina.

manoglicerato Sustancia de reserva de naturaleza sacarídica que se encuentra en algunos rodófitos.

mastigonema Filamento o prolongación en forma de pestaña que se encuentra implantado sobre toda la longitud de algunos flagelos; se denomina también bárbula.

másula Segmento del periplasmodio que deriva del esporangio de *Azolla* (pterófitos); cada másula contiene muchas andrósporas, o en la megáspora, una másula rodea la megáspora y las otras tres se implantan en el ápice de la megáspora a modo de un casquete.

medula Tejido parenquimático que se encuentra en el centro de las raíces, de los tallos, o de ambos. En los líquenes, región interna del talo; también región interior en los feófitos y en los rodófitos.

megafilo Provisto de grandes hojas, con varios o muchos nervios.

megáspora Gran meióspora de algunos licopodófitos y pterófitos que constituye el gametófito femenino.

megasporangio Meiosporangio que produce de ordinario de una a cuatro megásporas.

megasporofilo Apéndice foliáceo portador de megasporangios.

meiocito Célula madre de la meióspora, o célula en la cual se producen meiósporas.

meiosis División reduccional en la cual el número de cromosomas se reduce desde el estado diploide ($2n$) al haploide (n).

meióspora Espora producida por meiosis, con una reducción del número de cromosomas desde diploide a haploide (esporas normalmente producidas de cuatro en cuatro).

meiosporangios Estructura en la cual se producen esporas por meiosis (división reduccional).

mericarpo Parte de un fruto formada por escisión de un fruto completo.

meristela Unidad vascular individualizada de una dictiostela.

meristemo Tejido dedicado a la formación de nuevas células.

meristemo intercalar Meristemo situado a una cierta distancia del ápice.

meristodermis Capa externa de células meristemáticas (epidermis) de algunos feófitos.

meromixis Término general que designa los diversos tipos de intercambio genético que se realizan en algunos esquizomicófitos; en ellos se realiza un transporte unidireccional de material genético.

mesarco Tipo de maduración del xilema primario de un punto central hacia la periferia; es decir, de este modo los elementos xilemáticos más antiguos (protoxilema) están rodeados por metaxilema, de más reciente formación.

mesocarpo Capa intermedia de la pared del pericarpo o del carpelo.

mesófito Planta que vive en condiciones intermedias de humedad.

mesoma Parte de un eje situada entre las sucesivas ramificaciones del teloma.

metábolo Capaz de cambiar de forma, como ocurre en las células de muchos euglenófitos.

metaxilema Xilema primario formado secundariamente después de la formación del protoxilema; en general, el alargamiento celular se ha completado ya o está a punto de hacerlo.

mezcla vertical Mezcla completa de una pieza de agua desde la superficie hasta el fondo, debida a diversos factores ecológicos.

micelio Conjunto de hifas; el talo vegetativo de un hongo.

micobionte Componente fúngico de un liquen.

micorriza Interrelación simbiótica entre un hongo y una raíz, o una estructura radiciforme.

microfibrilla Unidades submicroscópicas

microfillo Provisto de hojas pequeñas con un solo nervio y con rastro foliar, como en los psilófitos y en los lycopodófitos.

microfósil Partícula fósil microscópica, que puede ser una espora, grano de polen, traqueida, trozo de cutícula, pequeña alga, hongo, etc.

micrópilo Pequeña abertura alargada del óvulo, formada por fusión incompleta de los integumentos.

micróspora El más pequeño de los dos tipos de meiósporas de algunos lycopodófitos y pterófitos heterósporos, que originará el gametófito masculino.

microsporangio Meiosporangio de las plantas heterósporas, que produce muchas micrósporas.

microsporofilo Apéndice foliáceo portador de microsporangios.

mitóspora Espora producida por mitosis, caracterizada por poseer el mismo número de cromosomas que la célula madre.

mitosporangio Estructura productora de esporas por meiosis (división ecuacional).

mixameba Célula ameboidal desnuda característica de algunos mixomicetes.

mixótrofo Fotoautótrofo capaz de utilizar compuestos orgánicos existentes en el medio; puede denominarse también heterótrofo facultativo.

monadelfo Provisto de estambres soldados en un solo grupo.

monarco Provisto de protoxilema en un polo.

moniliforme En forma ristra de esferita o de collar; se emplea algunas veces para describir la cromatina del núcleo.

monocariótico Tipo de hifa en el cual cada compartimiento contiene un solo núcleo haploide, por ejemplo, el micelio primario de los basidiomicetes.

monocotiledóneas Grupo de plantas con flores (antófitos) que carecen de cámbium funcional y poseen un solo cotiledon, un tallo polistémico y las piezas florales en número de tres o múltiplo de tres.

monofilético Originado por evolución a partir de un solo grupo ancestral.

monoico Dícese de las plantas con semilla en las cuales los estróbilos políniferos y los ovulíferos, si bien están separados, se forman sobre la misma planta.

monopódico Provisto de un eje de crecimiento dominante.

monorrasgado Se aplica a las meiósporas con una sola sutura, que se han producido en una tétrade lineal.

monóspora Espora única producida por metamorfosis de una célula vegetativa, el monosporangio; característica de los rodófitos.

monosporangio Célula vegetativa que sufre una metamorfosis y produce una espora única; característico de algunos rodófitos.

monostromático Con un talo constituido por una sola capa de células.

monótrico Con un solo flagelo, implantado en uno de los polos de una célula bacteriana.

mucopéptido Material proteico complejo que confiere a la pared bacteriana su rigidez.

multiaxial Eje principal (central) constituido por muchos filamentos paralelos o casi paralelos.

multiestratificado Con muchas capas.

multiseriado Provisto de muchas filas de células.

mutación Cambio en la composición genética.

mutación puntual Cambio producido en la estructura de un gen; se conoce también como mutación génica.

nanoplancton Plancton compuesto por células de dimensiones inferiores a 70 ó 75 micras.

nectario Órgano en el cual se segrega néctar.

nervio central Nervio medio de una hoja.

nervio falso Células especializadas que sostienen el borde del delicado limbo de algunas himenofiláceas (pterófitos).

nodular Que presenta protuberancias redondeadas o verrucosas.

nori Preparado comestible a base de *Porphyra* (rodófitos) desecada; conocida también con el nombre de laver púrpura.

nucela Meiosporangio o pared esporangial que encierra el ginogametófito, en el óvulo de los espermatófitos.

núcleo polar Se llama así a uno de los dos núcleos que emigra al centro del ginogametófito de los antófitos, para terminar fusionándose con otros núcleos para formar el endosperma.

núcula En las carofíceas, estructura reproductora femenina que comprende el oogonio y células protectoras externas.

nudo Punto del eje en donde están implantadas una o más piezas de la planta.

obligado Se aplica en general a los organismos parásitos que sólo pueden tener este tipo de vida.

ontogenia Desarrollo de un organismo en sus varias fases, desde sus inicios hasta la madurez.

oogamia Producción de gametos en la cual el femenino es grande e inmóvil y el masculino pequeño, móvil o inmóvil.

oogonio Gametangio femenino constituido por una sola célula (se encuentra en los hongos y en las algas).

oosfera Ovulo o gameto femenino producido en un oogonio (ficomicetes).

oóspora Espora en fase de reposo, de pared gruesa, formada por algunos ficomicetes a partir de una oosfera fecundada.

operculado Dícese de los esporangios o ascas que se abren por un pequeño opérculo o tapadera.

opérculo Casquete o tapadera; en los hongos, es una parte de la pared celular; en las briidas, es un fragmento del tejido multicelular de la cápsula.

orden morfológico Entre los deuteromicetes, orden establecido basándose en una generación imperfecta (por ejemplo, asexual).

órgano Parte de una planta distinta y diferenciada, constituida por tejidos.

orgánulo Parte de una célula (por ejemplo, un flagelo o un cloroplasto).

ornitofilia Polinización realizada por aves.

ortótropo Posición del óvulo sobre el carpelo, dirigido hacia arriba, con el micrópilo en dirección opuesta a la placenta y situado sobre un corto funículo (antófitos).

ostiolo Abertura o poro.

ovario ínfero Ovario situado por debajo del receptáculo.

ovario súpero Ovario situado por encima del receptáculo.

óvulo Esporangio rodeado por un integumento, que por fecundación y subsiguiente maduración origina una semilla.

paleobotánico Especialista en el estudio de plantas fósiles y de sus relaciones con el medio y la edad de las rocas.

palinología Estudio de los granos de polen y de las esporas.

paimeloide Tipo de crecimiento o tipo morfológico, caracterizado por la presencia de células aisladas encerradas en grupos en una matriz gelatinosa.

papila Protuberancia o relieve redondeado.

papiloso Con pequeños relieves redondeados, como ocurre en la ornamentación de muchas esporas y paredes celulares.

parafilo Proliferación filamentosa o foliácea que aparece sobre el tallito, cerca de la base de las hojitas, en algunas briidas pleurocárpicas y en algunas hepáticas.

paráfisis Pelo o filamento estéril; en los ascomicetes, hifa estéril existente en el himenio; en los feófitos y en los briófitos, pelo unicelular o pluricelular relacionado con los esporangios o con los gametangios.

paramilo Polisacárido de reserva, constituido por uniones β , 1-3 glucósido, que se encuentra en los euglenófitos.

parasexualidad (ciclo parasexual) Mecanismo de recombinación de la sustancia hereditaria basado sobre el ciclo mitótico en vez de serlo sobre el ciclo sexual; está en algunos eumicetes.

parasitismo recíproco Interrelación entre dos organismos distintos, en la cual ambos salen beneficiados; se denomina también simbiosis.

- parásito** Organismo que obtiene las sustancias nutritivas y la energía que requiere a partir de un hospedador vivo.
- parénquima** Tejido constituido por células de pared delgada, dispuestas sin un orden determinado.
- parenquimático** Constituido por células vivas, de pared delgada, dispuestas sin un orden determinado.
- paricnos** Cicatriz existente en el pulvínulo foliar de *Lepidodendron* (licopodófitos), cerca del nervio foliar.
- parietal** De posición periférica; así, en algunas algas el cloroplasto está situado cerca de la periferia de la célula.
- partenocarpia** Desarrollo del fruto sin mediar fecundación.
- partenogénesis** Producción de una nueva planta a partir de un óvulo no fecundado; véase apogamia.
- patógeno** Que causa enfermedad.
- pecíolo** Pedúnculo foliar que sostiene el limbo.
- pectina** Polisacárido que se encuentra en la pared celular y en la lámina media.
- pedicelo** Pedúnculo o eje, portador de estructuras reproductoras.
- pedúnculo** Eje portador de un estróbilo o de una inflorescencia.
- película** Membrana o recubrimiento fino que reviste el protoplasto de los euglenófitos.
- pelotas del carbón** Concreciones de carbonato cálcico o de sílice que se encuentran en determinados filones de carbón; con frecuencia contienen abundantes y bien conservados restos de plantas.
- peitado** En forma de escudo.
- pepónide** Baya especializada, provista de una corteza dura, por ejemplo, pepino, calabaza.
- perenne** Dícese de la planta que continúa viviendo a lo largo de varios años.
- perianto** Conjunto de órganos protectores implantados en torno a las estructuras reproductoras; en las jungermanniales (hepáticas), grupo protector de hojitas que rodean los arquegonios y el esporófito durante su desarrollo; en los antófitos, cáliz y corola de la flor.
- pericárpico** Que rodea el fruto.
- pericarpo** En los rodófitos, tejido gametofítico en forma de urna que rodea el carposporófito (algunas veces denominado en conjunto cistocarpo); en los antófitos, pared del ovario maduro.
- pericentral** Situado alrededor del eje central.
- periciclo** Tejido de la estela situado entre la endodermis y el tejido vascular en muchas plantas vasculares.
- periclinal** Paralelo a la circunferencia o a la superficie.
- peridermis** Tejido secundario externo, con papel protector y de soporte, que se encuentra en algunas plantas vasculares y está formado por el felógeno.
- peridio** Recubrimiento membranoso, o capa estéril externa, del esporangio de los mixomicetes y de algunos basidiomicetes.
- peridiólo** Cuerpo lenticular en el cual se forman las basidiósporas, propio de las nidulariales (basidiomicetes).
- perífisis** Hifa estéril que reviste el canal ostiolar de los peritecios de algunos ascomicetes.
- periginio** En las hepáticas, proliferación del tejido del talo, en forma de vaina que rodea los arquegonios.
- perigino** Situado alrededor del gineceo.
- periplasmodio** Masa mucilaginosa plurinucleada originada a partir de la pared del esporangio de *Azolla* (pterófitos).
- peripiasto** Membrana que rodea el protoplasto de algunas algas.
- periquecio** Hojas mayores que las demás que rodean los arquegonios de los briófitos.
- perispora** Cubierta externa de superficie irregular de las esporas de algunas plantas vasculares, especialmente helechos de las familias polipodiáceas y denstetiáceas (pterófitos).
- perístoma** Abertura de la cápsula de los musgos.
- peritecio** Ascocarpo en el cual el himenio queda completamente encerrado al llegar las ascósporas a la madurez, con la excepción de una pequeña abertura u ostiolo; generalmente es piriforme.
- peritríco** Provisto de flagelos sobre toda la superficie, refiriéndose a células bacterianas.
- petrificado** Dícese del órgano o tejido que ha quedado parcial o totalmente impregnado de sustancia mineral.
- pie** En los briófitos, células haustoriales de la base del esporófito; en algunas plantas vasculares, lóbulo basal del embrión.
- pileado** Provisto de píleo.
- píleo** Sombrero o estructura portadora del himenio sobre su superficie inferior, que se encuentra en algunos ascomicetes y basidiomicetes.
- pinna** Subdivisión de una hoja o fronde compuesta.
- pinnado** Ramificado en ángulo recto respecto del eje central, y con todas las ramificaciones dispuestas sobre un plano (como en una pluma).
- pínula** La última subdivisión de las pinnas de una hoja o fronde compuesta.
- piriforme** En forma de pera.
- placa cribosa** Zona de la pared de una célula cribosa con finos poros atravesados por filamentos protoplasmáticos de interconexión; denominada también zona cribosa.
- placenta** Tejido carpelar en el cual se implantan los óvulos, en los antófitos.
- placentación** Implantación de los óvulos sobre el ovario.
- placentación axial** Implantación de los óvulos en la zona central del gineceo, en los antófitos.
- placentación basal** Implantación de los óvulos sobre la base del lóbulo en los antófitos.
- placentación central libre** Implantación de los óvulos alrededor de una columna central y sólo unida a la pared del carpelo por su base.
- placentación parietal** Implantación de los óvulos en filas longitudinales sobre la pared del carpelo.
- plancton** Organismos acuáticos microscópicos y de movimientos pasivos o relativamente débiles en relación con los del agua.
- planogameto** Gameto móvil, generalmente gracias a la posesión de uno o más flagelos.
- planósporo** Espora móvil, provista de uno o más flagelos; se la denomina también zoóspora.
- planozigoto** Zigoto móvil gracias a la posesión de flagelos.
- plántula** Planta joven producida por la germinación de una espora.
- plasmodesmo** Filamento citoplasmático que establece la conexión entre el protoplasma de dos células adyacentes.
- plasmodio** Fase desnuda, acelular y asimiladora de los mixomicetes.
- plasmodiocarpo** Esporangio sésil que se desarrolla a partir de las ramas plasmodiales principales, en los mixomicetes.
- plasmogamia** Fusión entre los protoplastos de dos células haploides, sin que tenga lugar aún la fusión de los núcleos (característica de los ascomicetes y de los basidiomicetes).
- plectostela** Tipo de protostela dividida en diversos fragmentos en forma de banda aplana.
- pleurocárpico** Tipo de crecimiento de las briidas, en el cual el gametófito está muy ramificado y crece paralelamente al sustrato (el esporófito aparece sobre ramas laterales).
- plurilocular** Provisto de muchas cámaras; se aplica a determinados gametangios y mitosporangios que se encuentran en los feófitos.
- podecio** Rama secundaria, erecta y rígida, originada por el talo primario, destinada generalmente a sostener los apotecios. Es típica de algunos líquenes, y en especial de *Cladonia* y *Stereocaulon*.
- polen (grano de polen)** Androgametófito inmaduro de los espermatófitos.
- policíclico** Se dice de la serie de sifonostelas concéntricas.
- poliembrionía** Producción de varios o muchos embriones; véase poliembrionía por escisión y poliembrionía simple.
- poliembrionía por escisión** Formación de varios embriones a resultas de la escisión de la fila basal de células, en el proembrión.
- poliembrionía simple** Formación de embriones múltiples en una semilla, como resultado de la fecundación de más de un óvulo.

polifilogenia (polifiletismo) Evolución realizada a partir de más de un grupo ancestral.

polinio Masa constituida por granos de polen.

polinización Transporte del polen hasta la proximidad del óvulo.

poliploide Provisto de genomas múltiples.

polisacárido Sustancia orgánica constituida por un gran número de unidades de azúcar (monosacáridos) unidas entre sí.

polisifonado Compuesto por varios filamentos agrupados en haces de células paralelas y alargadas en sentido vertical.

políspora Tipo de mitóspora en la cual se producen más de cuatro esporas a partir de una célula madre de las esporas (se presenta en los rodófitos).

polistélico Provisto de más de una estela.

porado Con de uno a muchos poros en la exina de un grano de polen.

poro areolado Poro en el cual la pared secundaria forma a modo de una cúpula sobre la membrana del poro (típico de las traqueidas de las gimnospermas).

poroide (poroso) Provisto de pequeñas aberturas o poros.

póstico Rama que parte del plano de los anfigastros (en algunas hepáticas); ventral.

preespora Zona más clara del citoplasma de las células bacterianas que queda rodeado por una pared refringente durante la formación de la endóspora.

prehelechos Plantas fósiles con aspecto de helecho que vivieron en el Devónico y en el Carbonífero inferior.

primordio Las primeras células que se originan durante la diferenciación de un órgano.

primordio anteridial Célula existente en el grano de polen, originada por división de la célula androsporal; el primordio anteridial se divide entonces para formar una célula generativa y una célula del tubo.

probasidio Basidio joven en donde normalmente se realiza la cariogamia y la meiosis.

productores primarios Organismos fotosintetizadores capaces de convertir energía lumínica en energía química para el uso de otros organismos.

proembrión Primeras fases del embrión existentes antes de que el cuerpo principal y el suspensor (si lo hay) se diferencien.

progametangio En las mucorales (ficomicetes), el extremo de la rama fértil que interviene en la conjugación (el gametangio se individualiza al depositarse una pared separadora en el progametangio).

prosuspensor Conjunto de células alargadas que se encuentran en la primera fase del desarrollo del embrión.

protalo Gametófito de una planta vascular.

protonema Fase filamentosa del gametófito de las carófitas y de muchos briófitos; normalmente procede de la germinación de las esporas.

protostela Estela constituida por una columna maciza de tejido vascular.

protoxilema Xilema primario que se forma en primer lugar antes de que termine del todo el alargamiento.

proximal La parte más próxima al punto de implantación.

pseudocapilicio Filamentos plasmodiales que se encuentran en las fructificaciones de algunos mixomicetes.

pseudocifela Poro situado, en algunos líquenes, en el córtex superior o en el inferior, que presenta el aspecto de una mancha clara (a su través pueden ser emitidos soredios).

pseudoeláter Estructura estéril situada entre las meiósporas del esporangio de las antocero-teas.

pseudoetalio En los mixomicetes, grupos de esporangios fusionados entre sí hasta adquirir el aspecto de un etalio.

pseudomonopódico Aparentemente monopódico; se aplica al tipo de ramificación en el cual la rama principal no es completamente dominante (se encuentra principalmente en los psilófitos y en los licopodófitos).

pseudoparénquima Masa de filamentos densamente soldados entre sí que pueden haber perdido su individualidad y están dispuestos sin regularidad, tomando el aspecto de un tejido parenquimático.

pseudoplasmodio Estructura formada por la agregación de mixamibas, en los acrasiomicetes.

pseudopodio Falso pie. En las andreeidas y en las esfagnidas (musgos), tejido gametofítico sin hojas que desempeña el papel de seta, sosteniendo la cápsula por encima de la parte principal del gametófito.

pseudoporo Zona especialmente delgada del leptoma del grano de polen de algunos coníferos, especialmente de las cupresáceas y de las taxáceas.

pseudorrafe Zona clara situada sobre las valvas entre dos filas de estrías o de costas, en algunas pennaes (bacilariofíceas).

punta Cada una de las ornamentaciones de la pared de algunas basidiariofíceas; en realidad contienen poros más finos, pero no tan complicados como en las aréolas.

punteadura Conexión protoplasmaica entre dos células.

putrescente Susceptible de una descomposición rápida.

quilla Canal o hendedura; se encuentra en las valvas de algunas pennaes (bacilariofíceas).

quimioautótrofo Planta autótrofa que obtiene la energía necesaria a partir de reacciones químicas como las de oxidación-reducción de compuestos inorgánicos.

quimiótrofo Organismo que obtiene la energía necesaria a partir de reacciones químicas; véase quimioautótrofo.

quiropterofilia Polinización realizada por murciélagos.

quitina Sustancia componente de la pared celular, de naturaleza polisacáridica, constituida por unidades glucosídicas y nitrógeno.

racemoso En forma de inflorescencia indeterminada constituida por un eje primario portador de flores pedunculadas.

radícula Raíz primaria del embrión, situada por debajo del hipocótilo.

radio Tejido originado por el cámbium, que se extiende en sentido radial hacia el xilema secundario y el floema; está constituido principalmente por parénquima, pero en la zona del xilema puede contener también algunas traqueidas.

radiometría Medida de la radiactividad mediante determinación de la relación del producto final con el elemento radiactivo original.

rafe Surco vertical no silicificado, o fisura longitudinal existente en la valva de algunas pennaes (bacilariofíceas).

raquis Eje de una hoja compuesta, o de una inflorescencia.

rastró foliar Haz vascular existente en el tallo, que va desde el sistema vascular de éste hasta la base de una hoja.

realizar la abscisión Separarse y desprenderse de una parte de la planta (aplicado a la liberación de las esporas de los basidiomicetes).

receptáculo Parte del eje floral sobre la cual se implantan las piezas florales.

refringente De intensa refringencia, que visto al microscopio, aparece destacado y a menudo luminoso.

región auricular Células situadas en los ángulos basales de una hojita de musgo.

región intermareal Parte del fondo marino situada entre el nivel de marea viva alta y el de marea muerta baja.

región submareal Porción del fondo del mar situada por debajo del nivel inferior de las mareas bajas (nunca expuesta).

replio Tipo de placenta en celosía de la cual se desprenden las valvas.

reproducción asexual Producción de más individuos idénticos a los padres, sin mediar gametogamia y meiosis.

reproducción vegetativa Reproducción asexual (en la cual los progenitores tienen idéntica constitución genética que los descendientes).

resupinado Aplanado o extendido sobre el sustrato, con el himenio recubriendo la cara externa.

reticulado En forma de red.

retículo Estructura en forma de red.

retículo endocitoplasmático Red de sacos aplanados de naturaleza membranar, que se encuentra en el citoplasma.

ritidoma Tejidos externos de la corteza.

rizina Haz de hifas, que fija el talo del líquen sobre el sustrato.

rizóforo Órgano en forma de puntal, que parte de un nudo y forma raíces en su extremo; se encuentra en algunos licopodófitos.

- rizoide** Filamento unicelular o pluricelular en forma de raíz que une al sustrato algunas plantas no vasculares y los gametófitos de algunas plantas vasculares.
- rizoma** Tallo subterráneo.
- rizoma corto** Tallo corto y erecto, u horizontal, de donde parten las raíces.
- rizoplasto** Orgánulo filamentosos que establece la conexión entre el blefaroplasto y el núcleo, en algunas células móviles.
- rizopodial** Tipo morfológico o forma de crecimiento en el cual la célula es más o menos ameboide.
- roseta** Grupo de partes dispuestas en forma circular.
- rostelo** Lóbulo estigmático modificado y estéril de algunas orquídeas.
- rugulado** Tipo de ornamentación esporal caracterizado por la presencia de relieves sinuosos, a modo de gusanitos.
- saco embrional** Ginogametófito de los antófitos.
- salobre** Con salinidad inferior a la del medio marino próximo (generalmente inferior al 1 por ciento).
- sámara** Aquenio alado, como el de los fresnos (*Fraxinus*) o del olmo (*Ulmus*).
- saprobio** Organismo heterotrófico que saca la energía necesaria de los organismos muertos; se denomina también saprófito.
- saprófito** Véase saprobio.
- segregación** Separación de segmentos homólogos y por ello de grupos de genes ligados durante la meiosis.
- semilla** Óvulo maduro que contiene un embrión, generalmente en fase de desarrollo interrumpido; puede contener o no sustancias de reserva.
- sensu** En el sentido de (refiriéndose a algún autor).
- sepalino** Relativo a los sépalos.
- sésil** Desprovisto de pedúnculo.
- seta** Pedúnculo del esporófito de los briófitos.
- sicono** Tipo especial de fruto compuesto, constituido por ovarios súperos.
- sifonado** Tipo morfológico de crecimiento en el cual los filamentos carecen de septos y son plurinucleados, y frecuentemente muy alargados.
- sifonostela** Estela provista de tejido vascular en forma de cilindro hueco que rodea una médula central.
- silicua** Fruto procedente de un ovario compuesto bicarpelar, por ejemplo, crucíferas.
- silícula** Pequeña silicua.
- simbiosis** Relación entre dos organismos distintos, en la cual ambos salen beneficiados; también se aplica este término al parasitismo recíproco.
- simpodio** Eje formado por ramificaciones dicotómicas sucesivas, de modo que una de cada dos ramas queda corta o no se desarrolla.
- sinandro** Grupo de androsporangios soldados.
- sinangio** Grupo de esporangios soldados.
- sincarpia** Unión de dos carpelos.
- sindetoqueiloco** Tipo de desarrollo de estomas en el cual las células anexas y las células oclusivas se originan a partir de una misma célula precursora.
- sindioploidia** Meiosis sin singamia; se origina por duplicación del número de cromosomas, inmediatamente anterior a la meiosis.
- sinérgidas** Núcleos micropilares que se encuentran en el óvulo de los antófitos; parte del aparato ovular.
- singamia** Fusión de gametos; fecundación.
- sinuado** Con un margen profundamente ondulado.
- sistema abierto de crecimiento** Tipo de crecimiento típico de las plantas, en el cual las células nuevas se forman en los ápices.
- sistema fenético** Clasificación de los táxones actuales atendiendo a criterios morfológicos, anatómicos, fisiológicos o bioquímicos; la ordenación así obtenida no refleja necesariamente la filogenia, porque la historia evolutiva se mantiene desconocida.
- sistema vascular** Sistema conductor de una planta, constituido por xilema y floema.
- sitosterol** Véase esterol.
- solenostela** Sifonostela anfifloica.
- somatogamia** Fusión de células somáticas (asimiladoras) en vez de células sexuales diferenciadas, como ocurre en los basidiomicetes y en algunos ascomicetes; no comprende cariogamia.
- sorediado** Tipo de crecimiento de un hongo de organización uniforme y carente de morfología diferenciada; aparece como una capa pulverulenta sobre el sustrato.
- soredio** Masa de células algales rodeadas por hifas del hongo, que salen fuera del talo abriéndose paso a través del córtex externo de un líquen.
- soro** Grupo de esporas o de esporas y esporangios; puede comprender también elementos estériles asociados.
- soro intermedio** Soro en el cual se produce una maduración al azar de los esporangios.
- soro simple** Soro en el cual los esporangios maduran simultáneamente.
- sorocarpo** El cuerpo fructífero simple de los acrasiomycetes; carece de membrana externa y con frecuencia tiene una forma irregular.
- soróforo** Pedúnculo que sostiene el soro en los acrasiomycetes.
- suberina** Material céreo que impregna la pared celular en algunos tejidos, generalmente para impermeabilizarlos.
- submarginal** Próximo al margen.
- subtender** Extenderse por abajo, o quedar opuesto a.
- súcubo** Tipo de inserción de las hojas en las jungermanniales (hepáticas), en el cual el margen inferior de cada hojita se encuentra por encima del margen superior de la hoja inmediatamente inferior implantada en el mismo lado del tallito.
- sudd** Masas de vegetación fluvial que se desprenden y pueden llegar a bloquear el curso de ciertos ríos tropicales.
- surco** Canal longitudinal; en los granos de polen, leptoma longitudinal relativamente ancho; en las dinofíceas, surco posterior longitudinal en el que se aloja el flagelo nadador.
- sushi** Tipo de sandwich preparado en el Japón con algas del género *Porphyra*.
- suspensor** Estructura pluricelular producida por las primeras divisiones del embrión en los espermatófitos.
- suspensor primario** Grupo de células originadas a partir de la segunda fila de células proembrionales.
- suspensor secundario** Conjunto de células alargadas procedentes de las divisiones del filamento basal de células proembrionales, después de la formación del suspensor primario.
- sustrato** Base; superficie subyacente que actúa de punto de fijación o de hospedador para la planta.
- sutura** Línea formada por soldadura de dos márgenes adyacentes; también, línea de dehiscencia o de apertura.
- taloso** Con un cuerpo simple desprovisto de diferenciación en hojas o estructuras foliáceas; tipo de crecimiento de algunas hepáticas.
- tanino de feófitos** Sustancia tánica que se encuentra en forma de gránulos refringentes cerca del núcleo de algunos feófitos; al principio se creyó que se trataba de un polisacárido y se le denominó fucosana.
- tapete** Capa nutritiva de las células, que se encuentra en el interior de los esporangios.
- taxon** Término genérico que puede ser aplicado a cualquier grupo taxonómico.
- tejido** Grupo de células organizadas para formar una unidad estructural funcional.
- tejido conectivo** Tejido estéril que, en los estambres de los antófitos, se encuentra uniendo los dos pares de androsporangios.
- tejido de transfusión** Tejido existente en las hojas de algunas gimnospermas, constituido por traqueidas y células parenquimáticas, que se encuentra entre los haces vasculares y el mesófilo.
- tejido primario** Tejido originado a partir de los meristemas primarios y que es responsable del crecimiento en longitud (generalmente no realiza mucha resistencia mecánica).
- tejido secundario** Tejido producido por los meristemas laterales y secundarios; permite un crecimiento en diámetro y generalmente interviene en la resistencia mecánica del tallo.
- telio** Estructura productora de teliósporas en algunas royas y carbones (basidiomicetes).

teliospora Espora de reposo, de pared delgada, que produce los basidios en algunas royas y carbones (basidiomicetes).

teloma Cada uno de los segmentos terminales de un eje ramificado; puede ser estéril o fértil.

tépalo Cada una de las piezas de un perianto indiferenciado.

terete Cilíndrico.

ternado Implantado de tres en tres.

testa Cubierta seminal.

tetraploide Poliploide que posee cuatro dotaciones haploides de cromosomas.

tetrapolar Característica referente a la compatibilidad sexual de algunos eumicetes en los cuales intervienen dos grupos de factores (como *A*, *a* y *B*, *b*).

tetrarca Protostela con cuatro polos de protoxilema.

tetráspora Meiospora producida en las florideofícidas (rodófitos).

tetrasporangio Meiosporangio de las florideofícidas (rodófitos) en el cual se producen cuatro esporas.

tetrasporófito Planta productora de tetrásporas, normalmente planta diploide y de vida libre (rodófitos).

tierra de diatomeas Depósito constituido por frústulos silicificados de bacilariofíceas fósiles.

tilide Célula resinífera que con frecuencia obtura el conducto resinífero en algunos coníferófitos.

toba Roca calcárea porosa, que se origina en las aguas ricas en caliza y que con frecuencia incrusta organismos, facilitando así su fosilización.

trabécula Fila de células que establecen un puente sobre un espacio intercelular.

trama Parte de las capas próximas al himenio de un basidiocarpo, que sirven como tejido de resistencia mecánica.

transducción Transmisión de material genético de una célula bacteriana a otra por medio de virus bacteriófagos.

transformación Incorporación de material

genético procedente de células muertas y existente en el medio, a la dotación genética de una célula viva, como ocurre en algunos bacterios.

translator Glándula a la cual están fijos uno o más polinios, en las orquídeas.

tráquea Estructura conductora del xilema de algunas plantas vasculares, constituida por una serie de elementos traqueales provistos de perforaciones en las paredes terminales comunes; en ellos existen varios tipos de engrosamiento secundario, tales como anular, areolado, helicoidal, reticulado o escalari-forme. Llamada también vaso.

traqueida Elemento conductor que forma parte del xilema de las plantas vasculares, desprovisto de perforaciones en las paredes terminales, aunque abundan los plasmodesmos en toda la pared; se encuentran en ellos varios tipos de engrosamientos secundarios, como el anular, el areolado, el helicoidal, el reticulado y el escalari-forme.

triarca Dícese de la protostela provista de tres polos de protoxilema.

tricarpelar Provisto de tres carpelos.

tricoblasto Ramificación en forma de pelo, simple o ramificada, con frecuencia incolora, que se encuentra en algunos rodófitos.

tricociste Orgánulo citoplasmático de algunas criptofíceas y cloromonadofíceas; los que pueden ser proyectados al ser inquietada la célula se denominan eyectosomas.

tricógina Prolongación en forma de pelo y de papel receptor, propia del gametangio femenino de los rodófitos y ascomicetes.

tricolpado Provisto de tres colpos, como ocurre en los granos de polen de algunos antófitos.

tricotálico Tipo de crecimiento intercalar que se realiza en la base de un filamento de células uniseriadas, típico de algunos feófitos.

trígono Engrosamiento angular muy visible de las paredes celulares de algunas hepáticas.

trilocular Provisto de tres células o de tres cámaras.

trirrasgada Dícese de la espura provista de una cicatriz (originada en la tétrade) en forma de tres brazos, con la forma de una Y.

trisómico Con la presencia de uno o más cromosomas por triplicado, cuando los demás están presentes sólo por duplicado; se trata de un aneuploide con un cromosoma supernumerario.

tubérculo Rizoma subterráneo con función de reserva; en los briófitos, extremo engrosado del tallito (caulidio).

tubo de fecundación Rama del gametangio masculino que conduce los núcleos masculinos hasta el gametangio femenino; en algunos ficomicetes.

tubo polínico Tubo formado por el grano de polen, que transporta el gameto masculino hasta la proximidad del gameto femenino, en la mayoría de los espermatófitos.

tunica-carpus Tipo de disposición del meristemo apical del tallo en que éste se ha diferenciado en dos regiones: una capa externa periférica (tunica) y una zona interna (carpus).

turba Depósito de material vegetal incompletamente descompuesto, y especialmente de *Sphagnum* (musgos).

turbinado En forma de peonza.

umbela Inflorescencia en forma de sombrilla, en la cual a partir de un mismo punto irradian diversos pedúnculos como los radios de un paraguas.

umbonado Provisto de una elevación convexa en el centro, mamelonado.

uncínulo En las hifas ascógenas, evaginación en forma de gancho en la cual tiene lugar una división nuclear conjugada, seguida de citocinesis; la formación de uncínulos puede preceder inmediatamente o no la formación de las ascas.

uniaxial Eje principal (central) constituido por un único filamento, formado por células normalmente anchas.

uniestratificado Provisto de una sola capa.

unilocular Provisto de una sola cámara; normalmente se aplica al meiosporangio de los feófitos.

uniseriado Provisto de una sola fila de células.

unisexual Provisto de un solo tipo de aparato sexual (sea éste masculino o femenino) producido por un individuo.

uredio Estructura productora de uredósporas en algunas royas (basidiomicetes).

uredóspora Espora bicariótica propia de algunas royas (basidiomicetes), que germina originando nuevas esporas.

vacúolo Cavidad del protoplasma de una célula llena de jugo celular.

valva Superficie superior o inferior del frústulo de las bacilariofíceas.

varilla faríngea Estructura en forma de varilla o cilindro, que se encuentra en la cripta flagelar de algunos euglenófitos.

velo Expansión de esporófito en forma de lengüeta, que recubre parcialmente los esporangios en el género *Isoetes* (licopodófitos).

velo parcial Capa membranosa que recubre el himenio de algunos basidiomicetes durante las primeras fases de su desarrollo.

velo universal Membrana que recubre el basidiocarpo en fase de desarrollo en los agaricales (basidiomicetes).

verrucoso Provisto de granitos o verrugas.

verruja Relieve en forma de granito.

verticilado Dícese de las piezas implantadas al mismo nivel sobre un eje.

vesícula alar Hinchamiento en forma de ala vesiculosa de la exina del polen de las coníferas, que les permite flotar fácilmente en el aire.

vesiculado En forma de saco o de bolsa; llamado también *saccato*.

vibrio Célula bacteriana en forma de cilindro corto e incurvado.

vientre Parte inferior del arquegonio, hinchada, en cuyo interior se encuentra el óvulo.

vilano Cáliz dividido en filamentos o en escamas.

violaxantina Pigmento xantofílico que se encuentra en los feófitos, en las clorofíceas, en los briófitos y en las plantas vasculares.

vivíparo Se dice del vegetal que germina estando aún la semilla en la planta paterna.

volutina Sustancia alimenticia de reserva que se encuentra en los bacterios, con frecuencia en forma de gránulos.

volva Fragmento en forma de dedal, del velo universal, que se encuentra en la base del estipe de algunas agaricales (basidiomicetes).

xantofila Nombre genérico que se aplica a un grupo de pigmentos amarillos, carotenoides, constituidos por hidrocarburos oxigenados.

xerófito Planta que vive en un hábitat seco.

xilana Polisacárido hidrosoluble que se encuentra en la pared celular de algunos rodófitos y clorofíceas.

xilema Tejido conductor de agua de las plantas vasculares; constituye la mayor parte de la madera.

xilema primario Formado por el procámbium; está constituido por protoxilema y metaxilema.

xilema secundario Tejido producido por el cámbium vascular, que desempeña un papel conductor y mecánico; se denomina también madera.

zeaxantina Pigmento xantofílico que se encuentra en los cianófitos, rodófitos, clorofíceas, briófitos y en las plantas vasculares.

zigóforo Ramificación de una hifa especial que interviene en la copulación gametangial en las mucorales (ficomicetes).

zigomórfico Con simetría bilateral, por ejemplo, simétrico solamente según un solo eje.

zigóspora Espora de reposo de pared gruesa que se origina por fusión entre dos gametangios (conjugación) en las zigomicétidas (ficomicetes).

zigoto Célula originada por singamia; célula diploide producida por fusión de dos gametos haploides.

zona de transición Meristemo intercalar que se encuentra entre las láminas y el estipe de algunos fanerófitos.

zona fótica Profundidad de agua en donde puede penetrar la luz.

zooplancton Organismos animales que viven dispersos en el agua, sin movimiento propio o desplazamientos natatorios de poca importancia.

zoóspora Espora móvil gracias a la posesión de uno o más flagelos; denominada también planóspora.

zooxantelas Células algales (con frecuencia amarillas) que viven en simbiosis en las células de ciertos animales invertebrados. Se conocen algas de este tipo pertenecientes a las dinofíceas, criptofíceas y xantofíceas.

Abeja, polinización, 571-572
Abies, 76, 500, 508, 514
Acacia, 538, 556
Acaena, fruto, 567
aceite, 171, 186, 275, 556
aceituna, fruto, 560
Acer, 557, 559, 562
aceráceas, semillas, 556
acérvulo, 51, 64, 98, 99
Acetabularia, 297, 298
Acetobacter xylinum, 123
ácido butírico, 484
diaminopimélico, 121
liquénico, 116
lisérgico (LSD), 62
málico, 415
manoglicérico, 232
murámico, 121, 122
ribonucleico (RNA), 34
teicoico, 122
Acimum, 592
acineto, 146, 163, 164, 264, 283
Acmopyle, 518
acónito, polinización, 573
Aconitum napellus, flor, 572
polinización, 573
acrasiales, 23
acrasina, 25
acrasiomycetes, 16, 23
acrocarpia, 339, 341
acroginia, 311, 312, 333, 335, 336, 339, 340
Acroschisma, 332, 333, 334
Actaea, fruto, 560
actinomicetáceas, 143
actinomicetales, 121, 127, 141, 143
actinomicetes, 143
actinomicina, 143
Actinomyces, 143
israelii, 142
actinoplanáceas, 143
actinostela, 384
Actinostrobilus, 514
Achlya ambisexualis, 39
bisexualis, 39
desarrollo de las estructuras sexuales, 41
esporangio, 39

ÍNDICE ALFABÉTICO

Los números en negrita hacen referencia a figuras y tablas

adelfilla, semillas, 562
Adenocaulon, dispersión de las semillas, 566
Adiantum, 487
adormidera, 559
Adoxa, ontogénesis del ginogametófito, 552
aerénquima, 453
Aethusa, 591
agamospermia, 555
Agapanthus, 593
agar, 149, 231, 256, 285
Agardhiella, 243
agaricáceas, 87
agaricales, 87
Agaricus bisporus, 89, 92
Agathis, 501, 506, 518, 519
agracejo, 560, 562
agregación, 25
centro, 25
Agrimonia, dispersión de las semillas, 566
agua, dispersión de las semillas, 565
residual, 271
aguaturma, 591
aguileña, 560
Ailanthus, fruto, 560
ajedrea, 592
álamo, semillas, 556, 565
albahaca, 592
albaricoque, 586
Albizia julibrissen, viabilidad de la semilla, 557
albugináceas, 40
Albugo, 41
candida, 42
alcachofa, 591
alcaravea, 590
alcohol butílico, 132
etilico, 48, 122
alcornoque, 588
Aldanophyton, 355, 368
Alectoria, 108
Aleuria, 66
Aleurodiscus, 86
alfalfa, 588
algas, 2, 4, 9, 13, 34, 46

algas azules, 4, 14, 119, 137-139, 143, 155
líquenes, 106
registro geológico, 599
calcificación, 166, 194, 195, 231, 232, 256, 273, 291, 298
características, 145-147, 148-149, 150, 151
carbonato cálcico, 149
carotenos, 148-149, 157, 171, 174-175, 178, 185, 195, 232, 260, 264, 268, 274
con disco adhesivo, 134, 195, 209, 214, 215, 221, 223, 226, 227, 235, 237, 238, 287
coralinas, 231, 232, 255-256, 258
doradas (véase crisofíceas)
endofíticas, 166, 167, 195, 232, 240, 270
fagotróficas, 9
flagelación, 148-149
floraciones («blooms»), 165, 173, 188, 261, 270, 296
florídeas, 66
hábitat básico, 191
líquenes, 105, 106
marrones (véase feófitos)
nutrición, 9
pigmentos, 146, 147, 151
productos de reserva, 147, 151
registro geológico, 599, 601
rojas, 96, 230
(véase también rodofíceas)
verdes, 10, 14, 272
evolución, 355, 601
líquenes, 105
algina (ácido algínico), 149, 194, 225-227
alginato, 227-228
algodón, semillas, 565
alhelí, 589
amarillo, 589
nocturno, polinización, 573
alimento, algas, 167, 227, 256, 298
intoxicación, 134
proceso de fabricación, 133
reservas, 12, 186
Alisma, fruto, 560

almidón, 119, 123, **148-149**, 171, 175, 264, **274**, 275
 de cianófitos, **148**, 157
 florídeas, **149**, 232, **234**, 258
Alnus, 588
Aloe, 593
 aloficocianina, **149**
Aloina, filamentos clorofilados de las hojas, 341
 aloploidie, 5
 esterilidad de los híbridos, 5
 nuevas especies, 5
 alotetraploide, fertilidad, 5
 alternancia de generaciones, 2, 33, 36
 algas, 147, 209, **217**, **218**, **220**, 231, **238**, 241, **249**, **250**, **252**, **254**, 283, 286, **287**, **289**, **290**, **291**
 briófitos, 304, **305**
 ficomicetes, 32
 plantas vasculares, 355
 teoría telomática, 603-604
Alternaria, 62, **63**
Allium, 593
Allomyces, 33, 37
arbuscula, **37**
Amanita, **84**, 89
phalloides, 89
 amapola, 573
Amaranthus, dispersión de las semillas, 562
 amaranto, dispersión de las semillas, 562
 amarilidades, 593
Amaryllis, 593
Ambrosia, 591
 ameba, 23, 46
Amelanchier, **76**
 amento, 570, **571**, **572**
Amentotaxus, **520**
 amilopectina, 157, 171, 232
Anabaena, **162**, **164**, 165, 166, 167, 473
Anacolia, rizoides, 327
 anacrogina, **315**, **316**, **317**, 318, **320**
 anaerobiosis, 48, 120, 131-132, 134
Anagracum sesquipedale, 573, **575**
Ananas, fruto, 560
Anchusa, 592
Andreaea, 332, 334
 cápsula dehiscente, 332
 esporófito, 332, **333**
 gametófito, 332, **333**
 germinación de la espora, 332
 protonema, 332, **333**
 andreeales, 332
 andreeidas, 328, 332-333
 interrelaciones, 333

androceo, 465, 540, 542-543
 androgametófito, 475, 552-556
Androsace, 590
 andróspora, 291, 465
 androsporangio, 465, 474, 542
 androsporófilo, 465, 542, **544**
 androstróbilo, 473
 compuesto, en *Cordaites*, 493
Anemia, **433**, **434**, **435**
 anemofilia, 506, 570
Anemone, **76**, 541, 562, 589
Anethum, 590
 aneuploide, 6
Aneurophyton, 416, **417**
 anfigastro, 308, **312**
 anfiploide, 5
 anfitecio, 309
Angiopteris, 421, **422**
 angiospermas, 462, 465, 471, 498, 528, 536
 anillo, **84**, 89, **305**, 343, 415, **430**
 nodal, *Equisetum*, 403, **405**
 anís, 590
 anisogamia, 33, 36, 37, 147, 188, 209, 211, 217, 261, 262, **263**, 283, **286**, 287, **289**, **290**, **291**
Anisopodium ectocarpi, 38
Annularia, 399, **414**
Antennaria, apomixis, 555
 antera, dehiscencia, 542
 anteraxantina, **149**
 anteridio, algas, **205**, **208**, **263**, 291, **294**, 295
Anthroceros, 323, **324**
 briófitos, 304
 helechos, **414**
 hepáticas, **305**, 310, 311, 315, 322
 hongos, 33, 39, **41**, 51, 52, 56, **57**, **58**
 musgos, **304**, 329, 332, 337, 342
 (véase también espermatangio)
 anteridióforo, **320**, **322**
Anthroceros, 167, 355
 anatomía del talo, **324**
 anteridio, **324**
 arquegonio, **324**
 esporangio, **324**
 estoma, **324**
laevis, **324**
 poros, **324**
punctatus, **324**
 antibiótico, 55, 143
 antípoda en el ginogametófito, 551
Antirrhinum, 573
Antithamnion, **548**, 592
Antirrhiza curtispindula, hoja, **342**
 antocerófitos, 303
 antoceros, 323
 antocerotales, 323, **324**

antocerotópsidas, 323
 número de especies y géneros, 303
 antófitos, 355
 capacidad reproductora, 558
 caracterización, 536-537
 embriología, 555
 esterilidad sexual, 555-556
 fertilización, 555
 filogenia, **587**
 origen, 537
 registro fósil, 355, 537
 taxonomía, 584-586
 antracnosis, 97
 aparato ovular en el ginogametófito, 551
 apéndice en *Arum*, 578
Aphanizomenon, 157, 164, 165
 apio, 590
Apium, 590
 aplanamiento, 603
 aplanogameto, 33
 apianóspara, 32, 33, 146, **164**, 260, 282, 288
 (véase también carpóspora, monóspara, polispora, tetráspara)
 apocarpia, 546
Apocynum, semillas, 562
 apófisis, 305
 apogamia, 2, 448, 555
 apomixis, 555
Aporpium, 72
 aposporia, 327-328
 apotecio, 54, 64, 65, 85, 111, 113
 giromado, **106**
 lirelino, **106**
 aquenio, **560**, 561
Aquilegia, folículo, **560**, **561**
 aráceas, semillas, 556
Arachis, 587
 araña, 62
Araucaria, 499, **500**, 505, 518, 519
 androsporófilo, **506**
 androstróbilo, **506**, **519**
 grano de polen, **506**
 hojas falcadas, **519**
 araucaria de Chile, 519
 Paraná, 519
 araucariáceas, 499, 518
 registro fósil, 522
Araucarioxylon, 498, 520
 árbol de las salchichas, **579**
 del cielo, fruto, **560**
 coral, producción de néctar, 578
 maderero, 515, 517, 519
Arbutus, 589
 arce, 559, **560**, 562
Arceuthobium, **514**
Arctium, 566

Arctium minus, fruto, **567**
Arctostaphylos, 589
Arcyria, 21, **23**
Archaeopteris, 492, **493**
Archidium, 345
alternifolium, **340**, **347**
Arenaria peploides, adaptación litoral, 565
 aréola, **183**, **184**, 185
 arilo, **509**, 520, **521**, 556
Aristolochia, polinización, 578
sipho, flor, 577
 arquegonio, *Anthroceros*, **324**
 briófitos, 302, 303, **304**
 cicadófitos, 480
 coníferas, 510
 helechos, **414**
 arquegonióforo, **320**, **322**
 Arqueozoico, 228, 257
 arqueporio, células, 314
 arroz, 593
 artemisia, 591
Arthrobotrys, **99**, 100
Arthroderma, 55
curreyi, **56**
 arucuiadas, 394-407
 artrófitos, 394-408
 filogenia, **407**, 408
 artrópodo, 43, 143
 artróspora, 72
Arum maculatum, 576, 578
 asca, 52-53
 bitunicada, 53, 62
 célula madre, 52, **53**
 delicuescencia, 56
 euascomicetes, 53
 hemiascomicetes, 47-49
 —proliferancia, 47
 unitunicada, 53
 asclepiadáceas, polinización, 582
Asclepias, **560**, 562, **564**, **577**
 ascocarpo, 47, 53-55, 56, 57, 62, 66
 ascogonio, 51, **52**, **54**, 56, **57**, 59
Ascoidea rubescens, 47
 ascoideales, 47
 ascomicetes, 46, 56, 69, 85, 86, 97
 interrelaciones, 66
 líquenes, 105
 ascóspora, 47, 52, 53, 56, 59, 60, 62, 63, 66
 ascostroma, 54, 63
 asfódelo, 593
 asociación micorrízica, 9, 80, 91, 362, 426
 simbiótica, 31
Asparagus, fruto, **560**
officinalis, 592
 aspecto leñoso, 356
Aspergillus, **56**
nidulans, 50
Asphodelus, **593**

Aspidistra, 593
Asplenium, 449, **450**
Astasia, **267**, 270, 271
 astaxantina, **149**, 268, 270
Aster, 591
 asterales, 591
 aster de China, 591
Asterella ludwigii, **320**
Asterionella, 186, **187**
Asterocalamites, 400
Asterophyllites, 399, **401**
Asteroxylon, 359, **361**
Asilbe, 590
Athrotaxis, 506, 515, **517**
Athyrium, **76**, 449
 atraqueado, 302
Atropa, 591
Aulacomnium androgynum, brote propagulífero, **306**
Auricularia, 73
auricula, **75**
 auriculariáceas, 73
Auriscalpium, 86, **89**
Austrobaileya, androsporófilo, **544**
Austrotaxus, 510
 autodigestión, 89, 92, **94**
 autofecundación, 4, 59
 auxóspora, **188**, 190, 192
 avellano, **560**
 avena, 593
Avena, 593
Avicennia, semillas vivíparas, 556
Azolla, 164, **455**
Azotobacter, 127, 131, **133**
 azucena, 593
 Bacilarioficeas, 183-192
 bacilo, **120**, 121, 126, 131
Bacillus, 127
anthracis, 123
cereus, **128**
megatherium, 121
 bacterioclorofila, 134
 bacteriófago, 130
 bacterioide, **121**, 132
 bacterios, 4, 8-9, 14, 16, 31, 119-144
 aeróbicos, 134
 cápsula, 122
 clasificación, 130-144
 colonias, 126
 conjugación, 129
 con vaina, 134, 137
 cuerpo nuclear, 124-125
 del azufre, 120
 endóspora, 126-127
 en las raíces de los cicadófitos, 473
 los líquenes, 105
 estructura, 120-121

bacterios, estructura celular, 120-123
 filogenia, 299
 flagelos, 125
 forma de las células, 120
 fotoautotróficos, 141
 fotosintéticos, 9, 120, 134
 fotosintetizadores, 299
 gramnegativos, 122
 grampositivos, 122
 mucilaginosos, 141
 nitrificadores, 134
 pared celular, 121
 pedunculados, 134, **136**
 protoplasto, 123-124
 púrpura atiorrodáceas, 120, 134, 141
 tiorrodáceas, 120, 134, 138
 quimiosintéticos, 120, 134, 137
 quistes, 126-127
 registro geológico, 601
 relaciones, 143-144
 reproducción, 127, 129-130
 transducción, 130
 transformación, 129-130
 verdaderos, 131, 143
 verdes del azufre, 134
Badhamia, 23
utricularis, 24
Baiera, 483, **484**
 balistóspora, 98
 balsamina, dispersión de las semillas, 568
 banana, 559, 579
 banda de Caspary, 380
Bangia, **235**, 239
 bangiofícidas, 232-239
Baragwanathia, 368, **369**, 384
 bárbula, 32
 bardana, inflorescencia y dispersión de las semillas, 566
 barrilla espinosa, dispersión de las semillas, 562
Bartramopsis, disposición de las hojas, 335
 base foliar, 472, **473**
 basidio, 66, 70, **71**, 72, 73, **74**, 75, 80, 85, 96, 98
 en «diapasón», 72
 basidiocarpo, 69, 70, 71, 73, 80, 83, 84, 85
 efuso, 72, 73, 83
 efuso-reflexo, 83
 en forma de ménsula, 85
 pileado, 85
 basidiomicetes, 49, 66, 68-93
 clasificación, 70
 interrelaciones, 93, 96-97
 líquenes, 106, **115**
 sobre madera en descomposición, 87
 basidióspora, 66, 69, 72, 75, 80, 91

- basidióspora, abstricción, 70, 71, 78, 82, 83, 85, 96
color, 89
dispersión, 64, 82, 85, 92
en los septos, 72
germinación, 70, 71, 80
Batrachospermum, 241
baya, 560, 562
Beggiatoa, 137, 138, 167
 alba, 138
beggiatoales, 121, 137-139
beleño, 591
belladona, 591
bennettitales, estomas, 468, 471
 evolución general, 467
 filogenia, 470-471
 granos de polen, 552
 origen de los antófitos, 468
 registro fósil, 467-468
berberidáceas, dehiscencia de las anteras, 543
Berberis, fruto, 560
Bergenia, 590
Bertholletia excelsa, semillas, 556
Betula, 588
betuláceas, 556, 562, 588
Biddulphia, 186, 187, 188
Bideus, 566, 567
bignoniáceas, semillas, 562
binomio, 13, 97
Biota, 515
bipolaridad, 69, 80
bisexualidad, 4
Blakeslea trispora, 45
Blasia pusilla, 167, 314, 315, 316
Blastocladiella, 37
blastocladiales, 36-38
 esporangios de pared fina, 37
 reproducción sexual, 37
 zoósporas, 37
Blastocladiella, 38
Blastophaga grossorum, polinización, 583
Blechnum, 449
blefaroplasto, 32, 33, 125, 267, 476
Blepharostoma trichophyllum, 312
Bombax, 565
Bonnemaisonia, 241, 249
boragináceas, 566, 592
boraginales, 592
Borrelia, 141
Bossiella, 232
botón de oro, 589
Botrychium, 424, 425, 426, 427
 anteridio, 427
 esporangio, 384
 sección transversal del tallo, 426
Botrydium, 260, 261, 262, 263
Botryopteris, 417
 haz vascular, 420
 peciolo y pinnula, 419
botulismo, 132
Bovista, 92
 pila, 95
Bowenia, 472
bráctea (de conos), 400, 401, 509, 526, 529
 descripción, 507-508
 perigónica, 311
bractéola, 526, 527, 529
braquiblasto, 484, 486
Brassica, 589
brezo, 589
 pequeño, 589
briidas, 328, 338-345
 anatomía del tallo, 341-342
 anteridio, 342
 caliptra, 343
 cápsula, 343, 344
 esporangio, 344
 esporas, 344, 347
 esporófito, 342-344
 estomas, 346
 evolución, 345
 gametófito, 338-342
 heterospóreas, 344, 347
 interrelaciones, 345
 número de familias y especies, 338
 taxones, 338
 peristoma, 343-344, 345
 pleurocárpicas, 339
 propágulos, 306, 341
 seta, 342
briófitos, 6, 9, 10, 14, 355
 arquegonio, 302
 cápsula, 306
 ciclo vital, 304-306
 formas de crecimiento, 308
 fósiles, 348
 nutrición, 9, 307
 origen, 303, 601
 pie, 304
 registro geológico, 601
 reproducción asexual, 306, 307
 rizoides, 303
bróculi, 589
bromeliáceas, semillas, 562
Bromus inermis, granos de polen, 554
Brotherella roellii, 342
Bruchia brevifolia, espora, 347
 drummondii, espora, 347
Bruguiera, 556
Bryopsis, 273, 281, 283
Bryum, 326, 340
 violaceum, propágulos, 306
bulbilo, 389
Bumillaria, 263
butomáceas, placentación, 546
Buxbaumia, 337, 338, 339
buxbaumíidas, 328, 337-338, 339
Cabombáceas, placentación, 546
cacahuete, 587
cacao, 133
cactáceas, 588-589
cactales, 588-589
cacto de floración nocturna, 573, 575
caitoniáceas, 464, 466
Cakile, adaptación litoral, 565
Calachortus, 593
Calamagrostis, apomixis, 555
calamitales, 399-401
 filogenia, 400-401, 407
Calamites, 399
 hojas, 399, 401
 reconstrucción, 401
 sección transversal del tallo, 399, 402
Calamophyton, 395-396, 397, 398
Calamostachys, 400, 403
cálaza, 549
Calceolaria, 592
calicantáceas, granos de polen, 552
caliptra, 304, 325, 327
cáliz, 540
calobriales, 309-311
Calobryum, 309, 310
 blumei, gametófito, 310
Calocera, 72
Calomnion, protonema lobulado, 334
Calophyllum, adaptación litoral, 565
Calophaea elegans, 107, 118
Caltha, dispersión de las semillas, 565
Calvatia gigantea, 92, 95
Calypogeia fissus, 312
 trichomanis, cuerpos oleíferos, 313
Callistephus, 591
Callitris, 506, 514, 515
Callitropsis, 514
Callixylon, 492
callosa, 214
Calluna, 589
cámara arquegonial (cicada), 480
 polínica en las pteridospermas, 459
cámbium, 370, 375
Cámbrico, 354, 355, 367, 368, 599, 600
Camerarius, experimentos sobre el sexo de las plantas, 570
campanilla de invierno, 593
canal central en *Equisetum*, 403
 mucilagínifero, 209, 210, 213, 472
 valecular, *Equisetum*, 403, 405
cantareláceas, 87
Cantharellus, 87
Cantharellus subalbidus, 91
capa hipotecial, 64
capilicio, eumicetes, 92
 mixomicetes, 18, 19, 20, 23
capítulo, 329
Capsicum, 591
cápsula, 121, 122, 123, 306, 561
capuchina, corola, 572
característica evolucionada, 598-599
 primitiva, 598-599
cara de contacto (esporas), 388
carbonato magnésico, 149
Carbonífero, 367, 394, 395, 409, 422, 467, 491, 599, 600
Cardamine hirsuta, 569
Cardiomanes, hoja y esporangio, 443
Carex, 5, 554
cariofanales, 139
cariofiláceas, 564, 590
cariofilales, 589-590
cariogamia, 44, 47, 48, 49, 50, 51, 68, 71, 73, 75
cariopsis, 560
carófilas, 272, 273, 291-295
Carpa, adaptación litoral, 565
carpelo, 373, 466, 509, 536
 evolución, 543-546
 primitivo, 545
Carpenteles, 56
Carpinus caroliniana, fruto, 563
carpogonio, 231, 238, 241, 242, 248, 250, 252, 253, 254
carpóspora, 231, 237, 238, 239, 241, 248, 249, 252, 253, 254
carposporangio, 231, 238, 241, 242, 248, 249, 252, 253, 254
carposporófito, 231, 241, 248, 249, 252, 253
carrageenina, 149, 251, 256
carraspique, 589
Carrpos monocarpus, 320
Carum, 590
Caryophanon, 139
casquete nuclear, 34
Cassia, polen como alimento de insectos, 573
Castanea, 588
castaña de agua como planta de sudd, 565
castaño, 588
Castilleja, semillas, 564
catafilo, 538
Catalpa, semillas, 562, 564
caudícula en las orquídeas, 584
caulidio, 303
caulobacteriáceas, 134
Caulobacter, 134
 vibrioides, 137
cavidad mucilagínosa, 486
cayena, 591
Caytonanthus, 464, 466
Caytonia, 464, 466
cebada, 593
cebolla, 593
Cedrela, 13
cedro, 13
 amarillo, 13
 de cajas de cigaro, 13
 incienso, 13
 lápices, 13
 del Líbano, 13
 rojo, 13
Cedrus, 13, 499, 504, 501, 514
cefalodio, 110, 112
cefalotaxáceas, 499, 520
 registro fósil, 520
célula acompañante, 404, 469
 agregada, 126
 albuminífera, coníferas, 504
 andrógena, 476, 507
 andropórica, 475, 507
 apical, algas, 200, 202, 203, 204, 205, 209, 212, 240, 241, 250, 251, 295, 296
 auxiliar, 231, 252, 253
 cribosa, 375, 380, 505
 de recubrimiento, 252, 253, 255
 diploide parcial, 129
 donante, 129
 en retorta (o ampala), 329, 330
 epitelial, 503
 espermatógena, 377
 estéril, polen, 475-476, 477, 507, 508
 generativa, 475, 507
 hija, 141
 nadadora, 19, 20, 132, 134
 oclusiva, 404, 469
 opercular, 362
 penúltima, 52
 pericentral, 248, 250, 251, 252, 253
 protálica, 377, 382, 475, 507
 receptora, 129, 130
 refringente del protonema, 339
 sustentadora, 253, 254
 tubular, 475, 477, 507, 508
 última, 52
celulosa, algas, 146, 148-149, 194, 231, 260, 273
 bacterios, 119, 123, 133, 141
 hongos, 32, 34, 38
 mixomicetes, 19
cenobio, 275, 286, 288
cenopteridales, 417, 419
cenozigoto, 43, 44
Centaurea, fruto, 564
centeno, 593
centríolo, 267
centroplasma, 156
Centrosphaera, 281, 283
Cephalotaxus, 520, 521
Cephalozia bicuspidata, 314
 tamaño del gametófito, 303
ceratiomixales, 20
Ceratiomyxa, 18, 20
 fruticulosa, 20, 22
Ceratium, 170, 172
Ceratophyllum, polinización, 582
Ceratozamia, 472, 481
cerezo, 64, 560, 566, 586
cianofíceas (véase algas azules)
cianoficina, 148, 157
ciateáceas, 437
 descripción, 446-447
 filogenia, 447
 helecho arborescente, 444
Cibotium, 444, 445
cicadales, 467, 471-481
 anatomía, 472-473
 androgametófito, 477
 desarrollo del embrión, 480, 481
 filogenia, 481-482
 ginogametófito, 479
 morfología, 472
 reproducción, 473-481
cicadas, granos de polen, 552
cicadeoideales, 467
cicadófitos, disposición ceñida de los rastros foliares, 472, 475
 estructura de los estomas, 471
cicatriz foliar, 370-371, 373
ciclo parasexual, 50
Cicuta, 76, 590
cicuta de agua, 591
 menor (o perejil de perro), 591
 venenosa, 590
Cichorium, 591
cifela, 110, 113
Cinclidium srygium, 346
cinco-en-rama, 560
cineraria, 591
cíngulo, 170, 171, 183, 187
ciperáceas, 554, 562
ciprés amarillo, 13
cipsela, 560, 563
ciruela, 560
ciste, algas, 175, 261, 263, 264, 270 (véase también estatóspora)
cistidio, 83, 89
Cistus, polen como alimento de insectos, 573
citogenética, 598
citoplasma, 121, 123, 143
citoquinesis, 2
Citrus, 557, 559
Cladochytrium auranticum, 36
cladodio, 592
cladoforales, 281
Cladonia deformis, 107
 ecología, 117

Cladonia, escuámulas, 108
furcata, 107
 podocios, 111, 114
retipora, 107
 soredios, 110
verticillata, 107
Cladophora, 281, 283, 284
 cladoxilales, 416-417
 clamidobacteriales, 129, 134, 137
 clamidóspora, 43, 44
Clarkia, 76
 clasificación, 12-13
 sistema fenético, 11-12, 597
 filogenético, 11-12, 596
Clathropteris, 440
Clavaria, 85
 clavariáceas, 86
Clavariadelphus, 85
truncatus, 86
Clavariopsis, 99, 100
 clavel, 590
Claviceps, 62
purpurea, 60, 61
Clavicornia, 85
Clavulina, 84, 85, 86
 cleistotecio, 53, 54, 55, 56
Clematis, 541, 562, 564, 589
Climacium dendroides, 340
 clorobacteriáceas, 134
 clorococales, 279, 281, 297
 clorofíceas (véase algas verdes)
 clorofila, algas, 9, 148-149, 171, 176, 177, 178, 185, 195, 232, 258, 274
 bacterios, 119, 134
 clorófitos (véase algas verdes)
 cloromonadofíceas, 262-265
 cloroplasto, 146, 273, 274
 bacilariofíceas, 185
 criptofíceas, 174
 crisofíceas, 178, 180
 crisófitos, 170, 195
 dinofíceas, 170, 185, 195
 euglenofíceas, 267, 269
 feófitos, 170, 171, 185, 195, 196
 rodofíceas, 231, 233, 234
 xantofíceas, 260, 262
Closterium, 290, 292, 293
Clostridium, 123, 127
acetobutylicum, 132
botulinum, 132
 fijación del nitrógeno, 131-132
pasteurianum, 132
tetani, 132
 coco, 559, 560
 gigante, semillas, 556
Coco-de-mer, semillas, 556
 cocolitoforinos, 178, 179, 182
 cocos, 121, 126, 137
Cocos, fruto, 560
nucifera, 559

Cocos nucifera, adaptación litoral, 565
Codium, 281, 283, 290, 291, 297
Coelomomyces, 37
Coemansia, 45
 col, 589
 de Bruselas, 589
Colacium, 267
 cola de zorra, 593
 colchicina (*Colchicum autumnale*), 592
Coleochaete, 281, 282, 283
 colesterol, 149
 (véase también esterol)
 colonia, 119, 123, 126, 141
 coloración de Gram, 122, 130
 columela, 18, 19, 43, 44, 305, 323, 325, 359
Colletotrichum, 97, 99
Comatricha, 23, 24
 comisura, 382
 compatibilidad, 69
 compuestas, 540, 556, 560, 562, 591
 compuestos glucídicos en las algas, 148-149
 comunidad vegetal, 7
 conceptáculo, 212, 216, 220, 224, 225
Conchocelis, 238, 239
 (véase también *Porphyra*)
 condriosoma, 119, 124, 143, 274
 conducto resinífero, 503
Condylactis, 172
 conectivo, definición, 542
 conejito, 573, 592
 conidio, 41, 45, 46, 47, 50, 51, 55, 56, 59, 60, 62, 64, 69, 70, 72, 73, 78, 97, 127, 143
 binucleado, 69
 dicariótico, 72
 dispersión por el viento, 56
 líquenes, 113
 conidióforo, 41, 45, 50, 56, 59, 60, 72, 73, 98
 coniferales, 491, 494-523
 anatomía del tallo, 502-504, 505
 androstróbilo, 504, 506
 araucariáceas, 507, 518-520
 cefalotaxáceas, 507, 520-521
 cupresáceas, 507, 514-515
 descripciones de familias, 513
 embrión, 511, 512
 familias y distribución, 498-499
 filogenia, 521-523
 ginogametófito, 510, 511
 ginostrobilo, 508, 509
 hojas, 501, 502
 lebaquiáceas, 498
 pináceas, 499, 507, 513-515
 podocarpáceas, 507, 517-518

coniferales, polen y androgametófito, 506, 507, 508
 reproducción, 504-513
 taxáceas, 507, 520, 521
 taxodiáceas, 507, 515-517
 coníferas de transición, 498, 522
 coniferófitos, 463, 489, 491-523
 coniferales, 494-523
 cordaitales, 492-494
 filogenia, 521-523
 progimnospermas, 492, 493
Coniocybe purpuracea, 106
Coniopteris, 444
Conium, 590
maculatum, 591
 conjugación, 33, 45, 48-49, 78, 129, 130, 293
 cono, 368, 370, 379, 468
Conocephalum, anatomía del talo, 322
conicum, 309, 319, 320
 consuelda, 592
 contacto gametangial, 39
 contexto, 83
Convallaria, 593
 convergencia evolutiva, 46, 599
 copal, 519
Coprinus, 94
atramentarius, 83
 copulación gametangial, 33, 37, 41
Cora pavonia, 110, 114
 corcho, 588
Cordiaanthus, 493, 509
 cordaitales, 492-494
Cordaites, 492, 494, 509, 510
 androstróbilo y grano de polen, 496
 ginostrobilo, 496, 510
 sección longitudinal del tallo, 405
 cordariales, 200, 217
Cordyceps, 62
Coreopsis, 591
 coristospérmas, 464, 465
 cornejo, 538, 560, 565
 cornezuelo, 62
 (véase también *Claviceps*)
Cornus nuttallii, 538, 560, 566
 corola, 540
 corónula, 293, 296
 corpus, 493, 506, 507
 «corros de brujas», 81
 córtex, 209, 210, 213, 240, 243, 244
 corteza, 503, 504
Corylus, fruto, 560
avellana, flor, 572
Coscinodiscus, 183, 186
Coscinodon cribosus, peristoma, 346
Cosmarium, 290, 292, 293
 costa, 183, 184, 308

cotiledón, 537
Cotoneaster, 587
Couropita, polinización, 579
 crásula, 485, 502
Crataegus, apomixis, 555
Crenothrix, 137
 crecimiento intercalar, 199, 200, 202, 207, 209, 275, 279
 multiaxial, 240, 242-244, 246
 uniaxial, 240, 241, 245
Crepidotus, 89
 Cretácico, 183, 192, 258, 355, 374, 434, 438, 446, 456, 458, 498, 521, 600
Cribraria, 20, 22
 cripta, 174, 175, 266, 267, 269
 criptofíceas, 169, 174
 crisofíceas, 178-183
 crisófitos, 177-192
 crisolaminarina, 148, 177, 178, 186, 260
 cristal violeta, 122
 cromátida, 3
 cromatóforo, 134, 135, 146
 cromoplasma, 156
 cromosoma, 2, 3, 5, 6, 48, 124-125
Cronartium ribicola, 75, 78
Crossothea, 459, 461
 cruciales, 589
Crucifolium, 93
laeve, 96
 crucíferas, 556, 560, 589
 cruzamiento interespecífico, 5
Cryptocolea imbricata, cuerpos oleíferos, 313
 trigonos, 313
Cryptomeria, 499, 506, 516, 517
Cryptomonas, 175
Cryptothallus mirabilis, 307, 314
Ctenitis, 448, 449
Cucumis, baya, 559, 562
 cucurbitáceas, semillas, 556
 cuerpo de Golgi (véase dictiosoma)
 fructífero, 47, 141
 lipídico, 123
 metacromático, 123
 nuclear, 121, 123, 124, 125, 127
 oleífero, *Calypogeia trichomanis*, 311
 jungermanniales, 313
 musgos, 326
 paraflagelar (véase fotorreceptor)
 cuesco de lobo, 80, 89
Cumagloia, 243
Cunninghamia, 516, 517
 cupresáceas, 499, 514-515
 distribución del género, 514
 registro fósil, 515, 522
Cupressus, 501, 515

Cupressus, androsporófilo, 506
 androstróbilo, 506
 ginostrobilo, 509
 cúpula, 459, 466
 cuscuta, 8, 537
 cutícula, 7, 355, 469
Cyanophora paradoxa, 166
Cyathea, 410, 421, 447
 descripción, 446-447
Cyathodium, esporangio con abertura, 322
Cycadeoidea, 468, 469, 470
Cycas, 167, 472, 473, 474, 478
 androstróbilo, 476
Cyclamen, 590
Cydonia, fruto, 560
Cymbella, 186, 187
Cynara, 591
Cynoglossum officinale, fruto, 567
Cyperus papyrus, como planta de sudd, 565
Cypripedium, polinización, 584
Cystodium, 171, 172
Cytophaga, 141
Chaenomeles, 587
Chaetoceros, 186, 187, 191
Chamaecyparis, 13, 507, 514
Chamaedoris, 297, 298
Chamaesiphon, 161, 165
Chara, 293, 295, 296, 299
Characiopsis, 260, 261
Cheiranthus, 589
 chirivía, 590
Chlamydomonas, 273, 275, 277, 283, 284, 285, 286, 287, 299, 603
Chlorella, 298
Chloridella, 260, 261
Chlorococcum, 279, 297
Chloromeson, 263
Chlorosaccus, 260, 262
Chondromyces, 140, 141
Chondrus crispus, 256
Chordaria, 196, 197-198
Christensenia, 419, 421, 422
Chromulina, 178, 179, 181, 182
Chroococcus, 160, 166
Chrootheca, 235
Chrysamoeba, 179, 181
Chrysanthemum, 591
Chrysocapsa, 179, 181, 182
Chrysochromulina, 178, 179
 chucrut, 133
Chytridium, 36
sphaerocarpum, 36
 Dacrimicetáceas, 72
Dacrydium, 499, 512, 517, 518

Dacrymyces delisquescens, 72, 74
Dactylaria, 99, 100
Daedalea, 87, 90
Dahlia, 591
Daldinia concentrica, 60
 dárdana, dispersión de las semillas, 562
 dasicladales, 273, 275, 281, 297, 298, 299
Dasycladus, 298, 299
 dáttil, 560
Datura, 6, 591
Daucus, 590
Davallia, 449, 450
Dawsonia, 337
superba, 336
Dedipodium griffithianum, 338
Degeneria, 542, 544, 546
Dendrologotrichum, gametófito, 335
Delphinium, folículo, 560, 561
Dennstaedtia, 448, 449
 dennstaedtiáceas, 440, 448-451
 descripción, 448
 historia fósil y filogenia, 451
 tipos de soros, 449, 450
Derbesia, 275, 281, 284, 289, 290
Dermocarpa, 160, 164
 desarrollo eusporangiado, 412, 428
 leptosporangiado, 412, 428
 protálico endósporo, 368, 377, 465
 exosporal, 388
 descarga de esporas, andreeidas, 332
 antoceros, 323, 325
 briidas, 343
 hepáticas, 309
 líquenes, 112
 mixomicetes, 19, 20
 politríquidas, 337
Sphagnum, 331
 descomposición, bacterios, 120, 133, 141
 hongos, 80, 81
 deslizamiento filético, 429
Desmarestia, 204, 206, 207, 209, 225
 desmidas (véase zignematales)
 determinación genotípica del sexo, 241
 deuteromicetes, 50, 97-100
 Devónico, 355, 358, 359, 365, 367, 368, 373, 394, 395, 396, 399, 409, 415, 416, 599, 600
 dextrano, 122
Diachea, 23
 diadinoxantina, 148
Dianthus, 541, 590
 diatomeas céntricas, 183, 185, 186, 187, 188

- diatomeas pennadas, 183, 185, 186, 187, 188, 189
(véase bacilariofíceas)
- diatoxantina, 148
- Dibotryon morbosum*, 62, 64
- dicarion, 49, 51, 66, 69, 70, 71, 75, 78
- dicarionización, 68, 81
- Dicksonia*, 412, 444
- dicksoniáceas, 444-446
- filogenia, 446
- géneros, 444
- dicnemonáceas, esporas, 338
- Dicnemon calycinum*, espóra, 347
- dicotiledóneas, caracterización, 536, 537-538
- dicranales, 327
- Dicranopteris*, esporas, 437
- Dicranum flagellare*, 306
- scoparium*, 340, 342
- dictiotales, 195, 201, 202
- Dictydium*, 20
- cancellatum*, 22
- Dictynchus*, 38, 39
- Dictyosphaeria*, 297, 298
- dictiostela, 403, 410, 428, 432, 441
- Dictyostelium discoideum*, 24-26, 27
- Dictyota*, 196, 202, 205, 217
- Didynium*, 23
- diente de león, 6
- diferenciación sexual, 465
- digital, corola, 572
- Digitalis*, corola, 572
- purpurea*, flor, 574
- dimastigomicetes, 46
- Dimorphosiphon*, 299
- Dinamoebidium*, 171, 172
- Dinobryon*, 178, 179
- dinofíceas (dinoflagelados), 169, 170, 225
- Dinoflex*, 171, 172
- dinoxantina, 148
- Dionaea*, 538, 546
- Dioon*, 473
- Dioscorea*, semillas, 562
- Diphyseium*, 334, 338, 339
- Diplococcus*, 126
- pneumoniae, 123
- diplococo, 126
- diploide, 2
- gameto, 5
- Dipodascus uninucleatus*, 47
- Dipteris*, 440
- Dipterocarpus*, dispersión de las semillas, 562
- retusus*, fruto, 563
- Discelium*, protonema, 339
- disco calcificado, 178, 179
- de separación, 163
- discomicetes, 55, 64-66
- discomicetes operculados, 65-66
- Diselma*, 514
- dispersión de las esporas, artrófitos, 406
- eurotiáceas, 56
- gasteromicetes, 91
- hongos imperfectos, 70
- Sordaria fimicola*, 59
- xilariales, 59
- Distephanus*, 179
- divergencia evolutiva, 599
- división, 14
- celular amitótica, 157
- bacilariofíceas, 185-186
- bacterios, 124
- cianofíceas, 156, 158-160
- dinofíceas, 171
- conjugada, 51
- Periclinal, 201
- Dodecatheon*, 590
- Dolerotherca*, 461, 463
- dominancia, 603
- dondiego de noche, color del pétalo, 3
- Draparnaldia*, 281, 282
- Drepanocladus*, ecología, 308
- Drepanophycus*, 368, 369, 384
- Drimys piperita*, carpelo, 544
- placentación, 546
- Drosera*, 538, 546
- Drosophila*, 4
- Drosophyllum*, placentación, 546
- drupa, 560, 561
- Drusa*, ontogénesis del ginogametofito, 552
- Dryopteris*, 76, 449
- dulce, 256
- Dumortiera*, talo, 322
- Durio*, semillas, 556
- Durvillea*, 220, 226
- Ecbalium elaterium*, 568, 569
- ecidio, 75, 76, 77
- ecidióspora, 75, 77
- ectocarpales, 196, 211, 217, 229
- Ectocarpus*, 196, 200, 201, 211, 217, 229
- ectoplasma, 123
- Echinostelium*, 18, 21
- edogoniales, 275, 290, 294, 297, 299
- efedrales, 525-527
- efedrina, 48, 526
- Eichornia* como planta de sudd, 565
- Elaphoglossum*, 448, 449, 450
- eláter, 309, 406
- eleosomas en las semillas, 566
- Elodea*, 356, 357
- embriología, antófitos, 555
- embrión, *Isoetes*, 378
- psilotales, 365
- Emericella*, 56
- nidulans*, 50
- enación, 372
- teoría, 604
- Encalypta ciliata*, 344, 347
- diversidad de peristomas, 342
- rhabdocarpa*, 347
- Encephalartos*, 472, 478
- encina, 588
- encistamiento, 171, 270
- endivia, 591
- endocarpo, 559
- Endocochlus*, 46
- endodermis, 359
- Equisetum*, 403, 405
- endomicetales, 48-49
- endosperma, 536, 555
- endóspora, algas, 164, 406
- bacterios, 126-127, 128, 129, 132, 143
- endotecio, 309, 325
- eneldo, 590
- enfermedades humanas, 55
- enquistamiento, 34, 38-40
- ensayo biológico, 272
- entomofilia, 570-573, 578
- Entomophthora muscae*, 45, 46
- entrecruzamiento, 597
- mitótico, 50
- Entyloma*, 80, 81
- envejecimiento genético, 498
- envenenamiento, clostridios, 134
- de los mejillones, 173
- hongos, 62, 66, 89
- líquenes, 116
- enzimo, 48, 134
- respiratorio, 123
- Ephedra*, 105, 109
- Ephedra*, 525-527, 531, 533
- Ephemerum*, esporas, 344
- minutissimum*, esporas, 347
- serratum*, 303
- Epichrysis*, 179, 181
- epifragma, 336, 337
- Epilobium*, 76, 562
- angustifolium*, granos de polen, 554
- epimacio, 509, 518
- epiteca, 183, 186
- epitecio, líquenes, 111
- epíteto específico, 13
- equinosteliales, 21
- equisetales, 401-407
- Equisetum*, 356, 401, 407, 519
- anatomía, 401-402, 405
- anteridio, 406
- arquegonio y embrión, 407
- canal carinal, 403
- concepto del teloma, 603-604
- Equisetum*, cono, esporófilos y esporas, 406
- embrión, 407
- esperma, 406
- hojas, 401, 404
- gametofito, 406
- reproducción, 404, 406
- Eremurus*, 593
- ergosterol, 149 (ver también esterol)
- Erica*, 589
- ericáceas, 589
- dehiscencia de las anteras, 542
- dispersión de las semillas, 562
- semillas, 556
- tipo micorrizico, 559
- ericales, 589
- Eriobotrya*, 587
- Eriopus remotifolius*, 340
- erisifales, 56-57, 58, 59
- Ernestiodendron*, 496
- Erysiphe graminis*, 57, 58
- Erythrina*, 565, 578
- Erythrocladia*, 236
- Erythrorichia*, 236
- escala geológica del tiempo, 6
- escama, helechos, 428, 447
- orgánica, 178, 180
- ovulífera, 507-509
- Aracaria y Agathis*, 519
- silíceas, 178, 180
- escila, 592
- escisión, 20, 49, 119, 127, 129, 134, 139, 141, 143
- esclerida, 416
- esclerénquima, 356, 370
- esclerocio, 18, 54, 62, 65, 85
- escrofulariáceas, 592
- escuámula, 108
- Escherichia coli*, 124, 129, 133
- esfacelariales, 201-202, 203
- esfágnidas, 327, 328, 330, 333
- esfenofiales, 396, 398-399
- esfenópsidos, 394
- esferocarpales, 318, 319, 349
- esferopsidales, 97
- eslabón perdido (evolución), 597
- espádice, 576, 578
- espárrago, 592
- espata, 576, 578
- especie, 12
- binomio, 13
- nomenclatura, 13
- espermacio, 51, 52, 69, 75, 76, 231, 237, 238, 241, 248, 250, 252, 254
- espermangio, 231, 237, 238, 241, 248, 250, 252, 254
- espermización, 52, 68, 69
- espermátófitos, 536
- espermátóforo, 51, 59, 75
- espermatozoide, 33, 260, 277, 286, 290, 291, 294, 295, 305, 377
- espermogonio, 51, 69, 75, 76
- espina estipular, 540
- espino de fuego, 587
- espiriláceas, 134
- espirilo, 120, 131, 134
- espiroquetáceas, 141
- espiroquetales, 139, 141
- esplacnáceas, 327
- espora, acrasiomícetes, 28
- amiloide, 89
- briidas, 347
- célula madre, 2
- flagelada, 143
- germinación, 38, 39, 40, 45, 47-48, 49, 59, 68, 70, 71, 75, 78, 80
- mixomicetes, 19, 20
- labirintulomicetes, 26
- liberación, 48, 62
- marsileales, 453
- mixomicetes, 19, 20
- perdurante, 34, 37, 44, 49
- polarilocular, 112
- polínica, 465
- salviniales, 456
- semilla, 465
- trileta, 362, 383
- (véase también acinetos, aplanospora, artrósora, ascósora, basidiósora, carpósora, ciste, clamidospora, estatósora, hipnósora, monósora, nósora, planósora, polispora, zigósora, zoósora)
- esporangio, 18, 34, 35, 36, 37, 38, 40, 41, 43, 45, 355, 359
- desarrollo, 44
- dispersión por el viento, 40
- gradual, 429, 430
- mezclado, 429, 430
- mixomicetes, 19, 20, 21, 23
- perdurante, 34, 36, 37, 38
- plurilocular, 201, 203, 209, 211, 217, 289
- simple, 429, 430
- unilocular, 201, 203, 209, 211
- esporangióforo, artrófitos, 395, 396, 399, 400, 403, 406
- fototropismo, 44
- hongos, 40, 44
- esporangiólo, 43, 45
- esporangióspora, 41, 44, 127
- desarrollo, 32, 44
- dispersión por el viento, 44
- esporobolomicetáceas, 98
- esporocarpio, 49, 53, 70, 72, 73, 87
- asexual, *Dacrymyces*, 72, 74
- euscomicetes, 49, 51
- marsileales, 453-454
- salviniales, 456
- esporofilo, 368, 372
- esporofito, algas, 2, 208, 211, 213, 214, 217, 218, 219, 231, 289, 290
- hepáticas, 308-309
- (véase también carposporofito, tetrasporofito)
- esqueleto silíceo, 177, 179
- esquiceáceas, 411, 430
- anatomía vascular, 434
- descripción del género, 433-435
- filogenia, 434-435
- hojas y esporangios, 433
- esquizocarpio, 561
- esquizofíceas (véase algas azules)
- esquizomicetes, 119, 131
- esquizomicófitos (véase bacterios)
- estafilococo, 126
- estatósora, 178, 182, 186, 263
- estefanoconto, 275, 291
- estela, 359
- antifloica en los helechos, 410-411, 428
- en *Psaronius*, 421
- exarca, 359, 387
- políciclica, 438
- estemonitales, 23
- estepicursor, 562
- esterigma, 70, 71, 89
- esteroide, 25
- esterol, algas, 148-149, 232
- estipe (o estípote), ascocarpio, 54
- basidiocarpio, 72, 87, 89
- teofíceas, 209, 210, 213, 219
- mixomicetes, 18
- estipua, 420, 539, 540
- como escama de los propágulos, 539
- foliácea, 539, 540
- naturaleza, 538
- estolón, 44
- estoma, 7, 355
- cicadófitos, 469, 471
- coníferas, 501
- haploqueilico, 469, 471, 493
- musgos, 327, 346
- sindetoqueilico, 469, 471
- estramonio, 591
- estratificación vertical, 189
- estrella fugaz, 590
- estreptococo, 126, 128
- estreptomicetáceas, 143
- estreptomina, 143
- estría, 185
- estróbilo, 368, 382, 468
- compuesto en *Cordaites*, 492
- Gnetum*, 530-531
- Welwitschia*, 528, 529
- secundario, 528, 529, 530
- estroma, 54, 59, 60, 62
- estructura monosifonada, 253
- polisifonada, 248, 251, 252, 253

etalia, 18, 19, 21, 23
 euascomicitas, 47, 49-55
 ascas, 52-53
 ascocarpio, 53-54
 ciclo parasexual, 50
 vital, 54-55
 espermatización, 52
 fase asimiladora, 50
 heterocariosis, 50
 relaciones, 66
 reproducción asexual, 50-51
 sexual, 51-52, 53
 septos, 50
 eubacteriales, 127, 131-134
 agriado de alimentos, 133
 elaboración de alimentos, 133
 importancia económica, 131
Eucalyptus regnans, tamaño, 537
Eucapsis, 161
Eudorina, 277, 278, 283, 286
Euglena, 266, 267, 268, 269, 270
euglenarrodona (véase hematocromo)
 euglenofíceas, 266
 euglenófitos, 266-271
 eumicetes, 16, 31-100
Euphorbia, germinación de la semilla, 558
pulcherrima, brácteas florales, 538
Eurhynchium oreganum, hoja, 340, 342, 344
 eurotiacías, 55, 56
 eurotiales, 55-56
Eurotium, 56, 57
 eustela, 530
 evolución, 1, 2, 4, 6-7, 9-10, 13-14, 596, 597, 600-602
 conceptos, 601
 orgánica, 1, 2
 regresiva, 144
Exidia, 72
candida, 73
Exidiopsis, 72
 exina, 505
 exindusiado, 429
 exobasidiales, 82
Exobasidium, 82
 exocarpio, 559
Exochorda, 587
 exoenzima, 31, 120
 exoesqueleto, 45
 exóspora, 164
 extinción, 498, 523
 extrorsa, definición, 542
 exudado polínico, 475
 eyectosomas, 264
 Factor anteridial, 414
 fagáceas, 554, 588

fagales, 588
 fago, 130
Fagopyrum, fruto, 560
 fagótrofo, 9, 171, 175, 178, 260, 268, 271
Fagus, 588
sylvatica, grano de polen, 554
 falales, 92-93
 familia morfológica, 97
 fase asimiladora, acrasiomícetes, 23-24
 basidiomícetes, 68-69
 euascomícetes, 50
 ficomícetes, 32
 labirintulomícetes, 27-28
 mixomícetes, 17
 nuclear libre, 382, 480, 510, 534
 ontogenética, 2
 perfecta, 97
 fecundación, antófitos, 555
 cruzada, 4
 doble, 536, 551
Saprolegnia, 38
 (véase también singamia)
 fenotipo, selección por el medio ambiente, 7
 feofíceas, 194
 feófitos, 194-229
 fermentación, 48
 fertilidad, 5
 del suelo, cianofíceas, 167
 fertilizante, 228
 fibula, 68, 69, 71
 ficobilina, algas, 157, 175, 232, 255, 258
 ficobionto, 104
 ficocianina, 148-149, 157, 232
 ficocoloides, 194, 225, 231, 256
 ficoeritrina, 148-149, 157, 232, 255
 ficomícetes, 32-46
 ciclo vital, 33-34
 evolución, 46
 relaciones, 46
Ficus carica, 582, 583
 fiebre de las Montañas Rocosas, 143
 ondulante, 134
 recurrente, 141
 tifoidea, 133
 fijación del azufre, 167
 nitrógeno, 473
 bacterios, 9, 131, 132, 133
 cianofíceas, 167
 simbiótica del nitrógeno, 132
 filamento anteridial, 40, 295, 296
 axial, 137, 139
 cenocítico, 120, 143, 275
 citoplasmático, 275, 280
 de células corticales, 292
 gonimoblástico, 231, 241, 242, 249, 252, 253, 254

filicales, 428-453
 características primitivas, 450
 filogenia, 451, 452-453
 gametófito, 430
 historia, 428
 hojas, 429
 soros y esporangios, 429
 tallo, 428-429
 filidio, 303
 filoclado, 517
 filogenia, 9, 596-604
 algas, 147, 151-152
 ascomícetes, 257-258
 bacilariofíceas, 151, 191, 228-229
 bangiofíceas, 237, 257-258
 bennettitales, 470-471
 carofíceas, 151, 152, 219
 cenopteridales, 417, 419
 cianofíceas, 147, 151, 160, 167-168, 258
 cicadales, 481
 cladoxilales, 416, 417
 clorofíceas, 152, 262, 265, 275, 276, 283, 292, 298-299
 cloromonadofíceas, 264-265
 coniferales, 521-523
 criptofíceas, 147, 151, 175, 264
 crisofíceas, 182-183, 228-229
 crisófitos, 151
 dinofíceas, 147, 151, 174, 265
 esfenofilales, 399
 euglenofíceas, 151, 271
 feofíceas, 151, 182, 217, 228-229
 filicales, 451, 452-453
 floridofíceas, 245, 246
 ginkgófitos, 489-490
 gnetófitos, 531, 533-534
 lepidodendroales, 373
 marattiales, 422-423, 425
 marsileales, 455-456
 ofioglosales, 427-428
 plantas vasculares, 152, 272, 298
 propteridiales, 415-416
 psilófitos, 365
 pteridospermas del Paleozoico, 462
 rodofíceas, 147, 257-258
 salviniales, 456-457
 selaginales, 383-384
 xantofíceas, 151, 262, 264
 filum, 13-14
 fisarales, 17, 23
Fissideus adianthoides, hoja, 342
Fitzroya, 514
 flagelo, 38
 algas, 148-149, 170, 171, 175, 178, 179, 181, 195, 196, 198, 228, 260, 261, 263, 264, 266, 267, 268, 269, 270, 273, 275

flagelo, bacterios, 125, 131, 134, 138, 139, 141, 143
 barbulado, 32, 148-149, 150, 171, 178, 195, 197-198, 260, 264, 275
 determinante de relaciones, 46
 eumicetes, 32, 33
 falso, 20
 inserción, 32
 liso, 32, 148-149, 150, 171, 178, 195, 197-198, 260, 264, 275
 mastigonemas, 32, 149, 195
 microscopía electrónica, 32
 mixomícetes, 19
 no barbulado, 32, 34, 38
 polar, 125, 134
 flavacina, 148
 flavoxantina, 149
 floema, 209, 354, 355, 359, 370, 502, 503
 fibras, 503
 flor, 468, 528, 540
 anemófila, 571, 572
 dípterofila, 576
 himenóptera, 574
 lepidoptera, 575
 flora intestinal, 133, 139
 floridofíceas, 237, 259
 floridosido, 149
Foeniculum, 590
 folículo, 560, 561
Folsenia, 514
Fomes, 81, 84
applanatus, 91
ignarius, 81
officinalis, 87
Fontinalis, peristoma, 344, 346
 forma amebode (véase forma rizopodial)
 cenocítica, 260, 273, 275, 277, 281, 284, 289, 290
 (véase también forma sifonada)
 cocoide, algas, 171, 172, 175, 179, 181, 261
 colonial, bacilariofíceas, 186, 187, 191
 cianófitos, 160, 161, 162
 clorofíceas, 276, 277, 279, 286
 de vida, clima y espectro, 7
 flagelada, 146, 149, 151, 171, 172
 clorofíceas, 262, 275, 277, 278, 279, 287, 288
 cloromonadofíceas, 262, 263, 264
 criptofíceas, 174, 175, 262
 crisofíceas, 177, 179, 180, 181, 262
 euglenofíceas, 266, 267, 268, 270

forma flagelada, feofíceas, 195, 196
 xantofíceas, 260, 261, 262, 263
 foliácea, algas, 200, 202, 203, 204, 233, 235, 236, 238, 240, 256, 281
 fruticulosa, líquenes, 108, 109
 mucoide, 123
 palmeloide, 151, 160, 161, 172, 175, 181, 260, 262, 264, 268, 275, 277
 R, 123
 rizopodial, 151, 172, 261
 crisofíceas, 181
 S, 123
 sifonada, 181
 fósiles, algas, 6
 antófitos, 537
 artrófitos, 395
 bacilariofíceas, 192
 briófitos, 6, 347, 349
 carofíceas, 291, 297, 298
 cianófitos, 167-168
 cicadófitos, 467, 481
 clorofíceas, 297, 298, 299
 crisofíceas, 182
 dinofíceas, 174
 euglenofíceas, 271
 feofíceas, 228
 ginkgófitos, 483
 gnetófitos, 533-534
 licopodófitos, 368
 plantas, 6, 9-10
 primeros, 6
 psilópsidos, 358
 pteridospermófitos, 458
 pterófitos, 415, 421-422, 434, 437, 442, 451
 registro, 6
 rodofíceas, 257-258
 xantofíceas, 262
Fossombronia, 318, 347
angulosa, espóra, 315
cristata, 315
mittenii, espóra, 315
wondraczekii, espóra, 315
 fotoautótrofo, 7
 fotorreceptor, 267
 fotosíntesis, 9, 120, 134
 fototropismo, 44, 59
Fragaria, 549, 560, 586
Fragilaria, 186, 187
 fragmentación, bacterios, 127, 137, 139, 143
 hepáticas, 309
 hongos, 98
 líquenes, 112
 plasmodio, 20
 frambuesa, 586
Fraxinus, 560, 562, 563
 fresa, 44, 586

fresa, fruto, 560
 fresno, 560, 562
Freycinetia, polinización, 579
Fritschella, 280, 281, 282, 283
 fronde, 410, 416
Frullania, 314
dilatata, 312
 función de los eláteres, 309
 frústulo, 183-184, 185, 186, 191
 fruto, 373, 536, 559, 560, 561, 562, 563-565, 567, 569
 agregado, 560
 alado, 562, 563
 carnoso, 559
 dehiscente, 560, 561
 emplumado, 562
 en copa, 565
 múltiple, 560
 simple, 560
 fuciales, 196, 198-199, 202, 209, 211, 217, 220, 223, 224, 226, 229
 fucoidina, 149, 194
 fucosana (véase tanino de feófitos)
 fucosterol, 148-149
 (véase también estero!)
 fucoxantina, 148-149, 185, 195, 228
Fucus, 196, 197-198, 203, 209, 211, 212, 218, 220, 226, 228, 552
 fuego de San Antón, 62
Fuligo septica, 19, 20, 23
Funaria hygrometrica, 327, 344, 345
 funículo, 549
 funori, 256
Furcula como posible antófito, 537
Galanthus, 593
Galinsoga, 563
Galium, 538, 566
Gallionella, 134, 136
Galzinia, 85
 gametangio, algas, 205, 208, 211, 212, 213, 216, 217, 218, 219, 220, 283, 285, 291, 294, 295, 296
 hongos, 33, 37, 39, 41, 43, 44, 62, 68, 69
 plurilocular, 211
 (véase también ateridio, arquegonio, carpogonio, espermatogonio, espermogonio, oogonio)
 gameto, clorófitos, 277, 283, 284, 285-286, 287, 288, 289-294, 296
 crisófitos, 181-182, 186, 187
 euglenófitos, 270
 feofíceas, 196-198, 201-204, 205, 208, 209, 211, 212, 216, 218, 220, 229

- gameto, hongos, 34, 37, 39, 49
mixomicetes, 39
rodofíceas, 230, 231
- gameto (véase también carpogonio, espermacio)
- gametófito, 2, 283, 288, **289, 290**
algas, **208, 211, 217, 218, 231, 237, 238, 240, 248, 250, 252, 254, 255**
angiospermas, **553**
briófitos, 303-304
femenino, 368, 377-378
hepáticas, 308
masculino, 368, 377
- Garra elliptica*, 571
- gasteromicete, 5, 82, 89-93
- gastroenteritis, 134
- Gelidium*, 256
- gemación, 48, 49, 71, 78, **79, 80, 127, 131, 143**
- gen, 3, 4, 5, 6, 125
- gene, mutación, 4
reserva, 4
- género, definición, 12-13
morfológico, 97
- genética, 2-6, 12
- genoma, 3, 5
- genotipo, 4, 6, 7
- Geoglossum glabrum*, **66**
- Geosiphon pyriforme*, **109**
- Geothallus*, gametófito, 318
- Geotrichum*, **99, 100**
- geotropismo negativo, 473
- geraniáceas, 556, 560
- Geranium bicknellii*, fruto, **569**
dispersión de las semillas, 568
- germinación, endóspora, 127
esclerocio, 62, 65
repetida, 71
- Geum*, 562
- gimnoascáceas, 55
- gimnospermas, 462, 536
- gineceo, 465, 543-551
- Ginkgo biloba*, 483, 484, **485**
androsporófilo y polen, 487
embrión, **489**
ginosporófilo y semillas, **488**
hojas y estomas, **487**
raíces, **486**
reproducción, 487-489
sección transversal del tallo, **486**
semillas, 556
- ginkgófitos, 483-490
evolución, 483
filogenia, 489-490
hojas fósiles, 483-484
- Ginkgoites*, 483, **484**
- ginogametófito, 480, 510, **511, 551-552**
aparato ovular, 551
- ginóspora, 465, 477-478, 510
célula madre, 477
- ginosporangio, 465, 543
- ginostrobilo, 473
compuesto en *Lebachia*, 496, 498
evolución, 508-509, **510**
- girasol, 591
- gleba, 92, 93
- Gleichenia*, **412, 435, 436, 437**
- gleicheniáceas, 435-440
filogenia, 437-440
- Gleichenites*, 435
- Glenodinium*, **170, 173**
- glóbulo, 295, **296**
lipídico, 123
- Gloeocapsa*, **161, 166**
- Gloeochaete*, **166**
- Gloeotheca*, **161**
- Gloiopteria*, **162, 165**
- Gloiopectis*, 255, 256
- Glossopteris*, afinidades con los antófitos, 537
- glucógeno, 123
- Glycine*, 588
- Glyptostrobus*, 517
- gnetales, 530-531
- gnetófitos, efedrales, 525-527
filogenia, 531, 533-534
gnetales, 530-531
welwitschiales, 525, 527-530
- Gnetum*, 530, 531, **532, 533**
- Gomphonema*, 186, **187, 188**
- gonimoblasto (véase carposporófito)
- Goniotrichum*, **235**
- Gonium*, **274, 277, 283, 286**
- Gonyaulax*, **170, 173**
- Gonyostomum*, **264**
- Gossypium* semillas, 565
- Gracilaria*, **250**
- graminales, 593
- gramíneas, **560, 562, 566, 593**
longevidad de las semillas, 557
- grano de polen, angiospermas, **554**
cicadales, 475
colpado, 552
colporado, 552
germinación, 552, 554
identificación, 552
porado, 552, **554**
pteridospermas, 459
tricolpado, **554**
- gránulo, 123, 124, 125, 134
basal, 32, 125
- Graphis scripta*, **106**
- grasa, 268
- Grimmia maritima*, 303
pulvinata, **340**
- grosellero (*Ribes*), 77, 566
- Grossularia*, 77
- grupo ligado, 4
- Guepiniopsis*, 72
alpinus, **74**
- guía hacia la miel en las flores, **573**
- guisante, 559, 587
- Gunnera*, 167
- Gymnocola*, reproducción asexual, 313
- Gymnodinium*, **170, 173**
- Gynosporangium clavariiforme*, **76**
- Gypsophila*, 590
- Gyromitra esculenta*, 66, **68**
- Haba, 588
- habichuela, 587
- Halicystis*, 289, 290
- Halimeda*, 281, **285, 289**
- Humamelis*, 568, **569**
- Hapalosiphon*, 161, **162, 166**
- haploide, 2
- haploidización, 50
- haplomitriáceas, 309
- Haplomitrium*, 309
- hapterio, 209, 214
- haptonema, 178, 179, **180**
- Harpagophytum*, 566, **567**
- haustorio, 9, 32, 40, **56, 57, 73**
- Harveyella mirabilis*, **240**
- haya, 588
- haz vascular, 13
- helechos, 2, 4, 13, 355, 377, 409, 599
aspecto, **410, 411**
arborescentes, 410, 411, 419, 420, 421, **444, 472**
desarrollo anteridial, **414**
arquegonial, **414**
esporangial, **413**
embrión y esporulación, **414**
esporas, **431**
estelas, **412**
filogenia, 417, 419, 422, 427-428, 451
maduración esporangial, **430**
mesofíticas, 428
soros, **413**
tipos de anillos, **430**
venación, **411**
- Helianthus*, 591
- Helicobasidium*, 73
- Helicogloea*, 73
lagerheimi, **75**
- Helicoma*, 99, 100
- Heliotropium*, 592
- heliotropo, 592
- Helminthostachys*, 425, 426
- helociales, 64-65
- Helotium citrinum*, 64, **65**
- Helvella elastica*, 66, **67**
- Helleborus*, cáliz petaloide, 541
- hematocromo, 268, 270
(véase también astaxantina)
- hemiangiospermas, 537
- hemiascomicétidas, 47-49, 66, 97
- hemicélula, 290, **294**
- Hemirichia*, 21, **23**
- hemoglobina, 133
- Hepatica*, 589
- hepáticas, 303, 308-323
ciclo vital, **305**
crecimiento, 309
cuerpos oleíferos, 311, **313**
eláteres, **314**
esporas, 309
esporófito, 308-309
evolución, 322-323
gametófito, 308
número de especies, 303
géneros, 303
reproducción asexual, **307**
tamaño, 309
- hepatófitos, 302
- Hericeum*, 86, **88**
- Hesperis*, 589
- heterobasidiomicetes, 70, 93, 96
- heterocariosis, 50
- Heterochloris*, 260, **261**
- heterociste, **164**
- heteroconto, 260, **261, 263**
- Heterochordaria*, 201, **202**
- heterofilia, 379
- heterogeneidad, 4
- heterómero, **105**
- heterosporia, 368, 384
articuladas, 395
bríidas, **344, 347**
semillas, 465
- heterotalismo, 43, 44, 51, 69, 81
- tetrapolar, 69, 80
- heterotriquia, 200, **201, 275, 276, 280, 281, 282, 299**
- heterótrofo, 8, 31, 120, 131, 145, 174, 268, 274, 275
saprofítico, 31, 120
- heterozigoto, 3
- Hibiscus tileaceus*, adaptación litoral, 565
- híbridos, 5
- hidnáceas, 86
- hidrofilia, 570, 582
- hidróxido de manganeso, 137
férico, 134
- hieniales, 395-396
- Hieracium*, apomixis, 555
- hierba centella, dispersión de las semillas, 565
- hierba de San Cristóbal, **560**
- hierro de los pantanos, 137
- hifa, 32, 47, 49, 121
ascógena, 51, **52, 63**
basidiomicetes, 68
cenocítica, 29, 38, 41, 43, 143
dicariótica, 49, 68, 73
euascomicetes, 50
fusión, 50, 59, 68, 71
heterocariótica, 50
homocariótica, 50
intercelular, 40, 75
receptora, 129, 130
rizoidal, 107
- hifomicrobiales, 127, 141
- hifoquitriales, 38
- hifoquitridiomícetes, 46
- hifoquitridiomícetidas, 38-41
- higo, 561, 583
- hilo, 556
- Himantandra*, androsporófilo, **544**
- himenio, 54, 64, 70, 71, 82, 83
poroide, 83
superficie mojada, 85
- himenofiláceas, 442, 444
filogenia, 442
géneros actuales, 442
- himenogastreales, 91
- himenomicetes, 82-89, 91
- hinojo, 590
- hipófisis, **344**
- hipotalo, 18, 20
- hipoteca, 183
- hipoterigiáceas, 341
- hipnobriales, 342
- hipnóspora, 146, 190, 282
- Hippeastrum*, 593
- histógena, disposición, 513
- hoja, 7, 146, 209
caduca, 309
perigónica, 311, 326
periquecual, 313, 326
- holobasidio, 96
- homobasidiomicétidas, 70, 72, 80-93, 96
ciclo vital, **82**
clasificación, 82
desarrollo de los basidios, **71**
forma de los basidiocarpos, **84**
hifas, **85**
homocariosis, 50
- homosporia, 362, 368, 384
articuladas, 395
semillas, 465
- homotalismo, 43, 44, 51
- homozigoto, 3, 4
- hongos, 9, 14
caza-nematodos, 100
con laminillas, 83, 87, 89
depredadores, 9
endofíticos, 420
- hongos, espejo, 98
fase de repetición, 51, 77
gelatinosos, 71
hediondos, 92
hermafroditicos, 51, 59
hipógenos, 86, 92
imperfectos, 97-100
líquenes, 104-118
parásitos en el hombre, 43, 47, 55
registro geológico, 599
verdaderos, 29, 31-100, 121, 143, 144
(véase también eumicetes)
- yesqueros, 84
- Hordeum*, 593
- hormogonio, 163, **164**
- hormona, 25, 37
Achlya, 39-40
- Hormosira*, 220, **224**
- Horneophyton*, 359
- Horniella*, 264
- huevo, 33, 39, 277, 286, 291, 292, **294, 296**
- Hydnum*, 86, **88**
- Hydrodictyon*, 281, **283**
- Hydrurus*, 179
- Hyenia*, 395, **396**
- Hygrohypnum smithii*, hoja, **342**
- Hylocomium splendens*, **340, 343**
- Hymenomonas*, 179
- Hymenophyllum*, **411, 442, 443**
- Hymenophyllum flabellatum*, **316**
- Hyoscyamus*, 591
- Hyphomicrobium*, 141
- Hypnum*, 345
- Hypochoeris*, fruto, **564**
- Hypoxylon*, 59
- Iberis*, 589
- identificación, 12
- Impatiens aurella*, fruto, **569**
dispersión de las semillas, 568
- importancia económica, amarilidales, 593
antófitos, 536
araucariáceas, 519
asterales, 591
bacilariofíceas, 191-192
boraginales, 592
bríidas, 345
cariofilales, 590
carofíceas, 298
cianofíceas, 167
clorofíceas, 298
crisofíceas, 182
cruciales, 589
cupresáceas, 515
dinofíceas, 173-174
ericales, 589

importancia económica, euglenofíceas, 270-271
 eumicetes, 41, 48, 55-56, 62, 80
 fagales, 588
 feófitos, 225-228
 graminales, 593
 lamiales, 592
 leguminales, 586-587
 liliales, 592
 líquenes, 116-117
 magnoliales, 586
 personales, 592
 pináceas, 514
 plantas vasculares, 356
 podocarpáceas, 518
 politríquidas, 337
 primulales, 590
 ranales, 589
 rodofíceas, 256-257
 rosales, 586-587
 saxifragales, 590
 solanales, 591
Sphagnum, 331
 taxáceas, 520
 taxodiáceas, 517
 umbelales, 590
 xantofíceas, 261-262
 incurvación, 604
 indusio, 412
 inoperculado, asca, 53
 discomicete, 64-65
 infrarrojo, 134
 integumento, cicadales, 477, 478
 coníferas, 509, 511
Cordaites, 493, 496
Ephedra, 527
Ginkgo, 488
Gnetum, 531, 533
 pteridospermas, 459
 semillas, 373
Weltwischia, 529, 530
 internodo, carofíceas, 292, 296
 intersticio foliar, 368, 375
Intia, 331
 intina, 505
 granos de polen, 554
 introrsa, definición, 542
 invaginación, 264, 266, 267
 inversión, 286
 involucro, 526
Ipomoea, adaptación litoral, 565
Iris, corola, 572
 isidio, 110
 isoconto, 275, 277
 isoetales, 367, 374-378
 filogenia, 378
Isoetes, 368, 374, 375-378
 anatomía, 375-376
 embrión, 377-378
 esporas, 377

Isoetes, gametófito femenino, 377, 378
 masculino, 377
 hojas, 376
 morfología, 375
 órganos reproductores, 377
 sección transversal del tallo, 376
 vertical de la planta y de los esporófitos, 376
 isogameto, 33, 211
 isogamia, algas, 147, 178, 188, 209, 211, 213, 217, 261, 262, 263, 281, 284, 286, 287, 289
 hongos, 33, 34, 36

Jabonera, 590
Jacaranda, semillas, 562
 jacinto de agua como planta de sudd, 565
 jara, polen como alimento de insectos, 573
 juliana, 589
Juncus, dispersión de las semillas, 566
 jungermanniáceas, 314
 jungermanniales, 310, 311-314, 349
Juniperus, 13, 76, 499, 505, 515
 Jurásico, 434, 437, 446, 453, 465, 498, 520, 600

Kalanchoe, reproducción vegetativa, 538
Kalmia, 589
 kapok, semillas, 565
Keteleeria, 513, 514
Kigelia, 579, 580
Kniphofia, 593
 kombú, 227
Kuehneola, 79

Labelo en las orquídeas, 584
 labiadas, 560, 592
 labirintulales, 26-27
 labirintulomicetes, 16, 26-28
Labyrinthoriza, 28
Labyrinthula, 27, 28
macrocystis, 28
vitellina, 29
Lactarius, 89
Lactobacillus, 133
Lactuca, 591
 laguna, 359
 lamiales, 592
 lámina, feofíceas, 209, 213, 214, 215, 218, 222
Laminaria, 196, 603
 laminariales, 204, 208, 209, 210, 211, 218, 220, 221, 222, 227
 laminarina, 149, 177, 195

laminilla, cloroplastos de las algas, 156, 157, 158, 170, 178, 180, 232, 267, 269, 273, 274
 superficies himeniales, 83
Lamproderma, 23, 24
 lardizabaláceas, placentación, 546
Larix, 499, 500, 508, 513, 514
Lathyrus, estipulas, 53 8
 lauráceas, 543, 552
 laurel de montaña, 589
Lavandula, 592
 «laver» púrpura, 255, 256
 verde, 298
 lazo, hongos, 100
Leathesia, 202, 203, 209
Lebachia, cono porífero, 497
 seminífero, 497
 brote enano, 498
 descripción, 494-495, 509, 521
 grano de polen, 498
 sección longitudinal de la semilla y un brote enano, 498, 510
 lebaquiáceas, 491, 494-498
 descripción, 494-495
 filogenia, 522
Lecanora, apotecio, 115
Lecidea, escuámulas, 108
 leche, 133
 productos derivados, 134
 lechuga, 591
 de agua como planta de sudd, 565
 leguminales, 587-588
 leguminosas, 132, 133, 560
Lejeunea flava, 312
 lenguas de la tierra, 65
Lens, 588
 lenteja, 588
Lenzites, 87, 90
Lepidocarpon, 373
 sección vertical, 374
 lepidodendrales, 367, 368, 310-373
 filogenia, 373
Lepidodrendon, 370, 383
 cicatrices foliares, 372
 esporas, 373
 filogenia, 373
 sección transversal de la hoja, 372
 del tallo, 371
Lepidopteris, 463, 465
Lepidostrobis, 372, 373
Lepidozia reptans, 312
 lepra, 143
Lepraria, talo, 107
Leptogium tremelloide, 105
 leptoma, 506, 507
Leptopteris, 431
Leptospira, 141
Lescurea incurvata, parafilía, 343

Letharia vulpina como veneno para lobos, 116
 leucobrídas, células foliares dimórficas, 341
Leucolepis menziesii, 342, 344
Leuconostoc, 133
mesenteroides, 122
 leucoplasto, 275
 leucosina, 148
Leuma, 537
 levadura, 47, 48, 66, 98
 del pan, 48
Libocedrus, 13, 515
 liceales, 20-21
 licopeno, 149
 licoperdales, 91-92
 licopodiales, 367, 384-390
 filogenia, 391-392
 licopodófitos, 367-392
 filogenia, 391-392
 primeros, 368
 teoría del teloma, 604
 leginopteridáceas, 459
 ligula, 372, 374, 376, 380, 509
 liliales, 592-593
Lilium, 593
maragon, flor, 575
 linaria, corola, 572
Linaria, 562, 572, 592
Lindsaya, 448, 449
 línea sifonada, 275, 276, 281
 tetrasporina, 275, 276, 277-281, 282, 299
 volvocina, 275, 276-279, 281, 299
Linnaea borealis, dispersión de las semillas, 566
 lípido, 122, 123, 307
 líquenes, 9, 14, 104-118, 166, 297
 absorción del agua, 115
 anatomía del talo, 105, 108, 110
 como fuente de colorantes naturales, 117
 crecimiento, 114
 descarga de esporas, 112
 efectos perjudiciales, 117
 en la industria de la perfumería, 117
 estructura sexual, 110-111
 fisiología, 114-116
 foliáceos, 105, 106, 107
 fósiles, 118
 longevidad, 114
 morfología del talo, 105, 107
 naturaleza de la asociación, 104
 polución industrial, 117
 reproducción, 110-114
 significado ecológico, 117
 síntesis, 116
 taxonomía, 104
 usos, 116-117

liquenina, 116
 lirio del Nilo, 593
 mariposa, 593
Liriodendron, 538, 539, 586
Lithothamnium, 231, 258
Lobaria pulmonaria, isidios, 110
 valor medicinal, 117
verrucosa, soredio, 111
Lobatannularia, 399
Lobularia, 589
 lóbulo, 312, 314
 lóculo, 54, 62
 loculoascomicetes, 55, 62, 64
Lodoicea, semillas, 556
Lophozia ascendens, propágulos, 307
grandiretis, cuerpos oleíferos, 313
silvicola, cuerpos oleíferos, 313
 lórica, 178, 179, 260, 266, 267
 luminescencia, 172
Lunaria annua, silicua, 561
 luteína, 148-149
 (véase también xantofila)
 luz, 172, 173, 189, 190, 225, 226, 228, 255, 267, 380
Lychnis, 590
Lycogala epidendrum, 21, 22
Lycopodon perlatum, 92, 95
Lycopersicum, 591
esculentum, baya, 562
Lycopodites, 384, 385
Lycopodium, 368
 anteridios y arquegonios, 390
 embrión, 388-389
 estróbilo y esporófito, 387-388
 filogenia, 391-392
 gametófito, 389
 hojas, 385-386, 387, 388
 raíces, 386, 387
 reproducción, 387-389
 tallo, 384, 386
Lyellia, peristoma, 337
Lyginopteris, 459
Crossothea como órgano polinífero, 461
 haces vasculares, 460
 sección transversal del tallo, 460
 semilla y cúpula, 461
Lygodium, 433, 434, 435
Lythrum, dispersión de las semillas, 565
 Macrociste, 141
 macroconidio, 60
Macrocystis, 214, 215, 218, 222
Macromitrium cornatum, esporas, 347
 heterosporia, 344
 macróspora, 368, 372-373, 377

macrosporangio, 372-373
Macrozamia, 472, 478
 madera en descomposición, 87
 madroño, 589
Magnolia, 468, 470, 544, 556, 560, 586
 magnoliáceas, 542, 543, 552, 586
 magnoliales, 586
Mahonia, 560, 566
Maianthemum, 538, 593
 maíz, 80, 593
Malus, fruto, 560
 malváceas, 75, 560
Malva moschatus, esquizocarpo, 561
Mallomonas, 179
 mamífero, 141
 mancha ocular, 170, 174, 178, 261, 267, 269, 273
 manitol, 149, 195
 manana, 48, 149
 mangla, vivíparo, 556
Mannia fragrans, esporangio abierto, 322
rupestris, 320
siberica, 320
 manoglicerato, 149
 mantequilla, 133
 manzano, 62, 560, 586
Marattia, 419, 421, 422, 423
 maratiales, 419-425
 filogenia, 422-423, 425
 género fósil, 419, 421-422
 morfología y anatomía, 419-420
 reproducción, 420-421
 marcanciales, 318-323
 anatomía del talo, 321
 cámaras aeríferas, 319
 morfología, 320
Marchantia, 318, 322
polymorpha, propágulos, 307
 marea, 222, 223, 227, 228
 muerta, 223, 228
 roja, 173
 viva, 223, 228
 marisco, 141
Marsilea, 411, 453
 espermatozoide y embrión, 454
 esporocarpo, 453
 gametófito femenino y embrión joven, 454
 micróspora y gametófito masculino, 454
 morfología, 453
 sección transversal del tallo, 452
 marsileales, 453-456
 esporangio, 453-455
 filogenia, 455-456
 morfología, 453
Marsupella sprucei, 312
 mastigonema, 32, 147

- «mástiles de violín», 429
mastuerzo marino, 589
másula, 456
Matonia, 437, 438, **439**
matoniáceas, 437-440
 filogenia, 438, 440
 géneros actuales, 437-438
Matthiola, 537, 589
Mecodium, esporas, **443**
Medicago, 588
medio ambiente, efectos, 6-9
 hábitat terrestre, 355
 de cultivo, 123, 127
medula, **202**, 209, **210**, **212**, **213**, **243**, **244**
medulosáceas, 459-461
Medullosa, 460
 anatomía vascular, **462**
 Pachytesta, semilla, **462**
Megaceros endivaeifolius, pseudo-eláteres, **324**
megafilo, 604
megasporofilo, 376
meiosis, 2-5
 algas, 147, **150**
 bacterios, 129
 espórica, **150**, 287, 288, **289**, **290**
 etapas, 3
 gamética, **150**
 hongos, 34, 37, 40, 44, 47, 48, 49, 52, 58, 70, 71, 72, 73, 75
 importancia biológica, 3-4
 mixomicetes, 17-23
 zigótica, **150**, 283, 285, 286, **287**
meióspora, 2, 209, 211, 283, 285, **287**, **289**, **290**
meiosporangio, 209, 211, 288, **289**, **290**
 (véase también esporangio unilocular)
Melampsora abietis-canadensis, **76**
melanconiales, 97-98
melanina, 36
meliloto, 588
Melilotus, 588
melocotón, **560**, 586
melón, 559, **562**
Melosira, 186, **187**
membrana citoplasmática, **121**, **122**, 123
 nuclear, 16, 48, 119, 124
membrillero del Japón, 587
membrillo, fruto, **560**
menta, 592
Mentha, 592
mericarpo, **560**
Merismopodia, **161**
meristela, 410, 447
meristemo, 80
 antocerotales, 323
 feofíceas, **200**, 204, 206
meristemo intercalar, cianofíceas, **163**
 teoría del teloma, 603
 tricotático, 204, **207**, 209
meristodermo, **200**, 206, 209, **210**
meromixis, 129
Mertensia, 592
mesocarpo, **559**, 560
mesoma, 603
Mesozoico, 428, 434, 467, 483, 521, 522, 533
metábola, 266, **270**
metafase, 3
metano, 134
Metasequoia, **501**, 515, 517
metaxilema, 361, 370, **387**
metazoo, 182
método radiométrico de datación, 599
Metzgeria, 307, 315
 pubescens, **316**
metzgeriales, 314-315, **316**, 347, 349
micelio, 37, 143
 estéril, 97
 monocariótico, 68, 69, 75, 80, 81
 perenne, 81
 primario, 68
 secundario, 68-69
micobacteriáceas, 144
micobionte, 104, 105
micoplasmatales, 143
Micrasterias, 290, **292**, **294**
Microcachrys, **518**
microciste, 141
Microcycas, **472**
Microcystis, **156**, 157, 161, 165
microfibrilla, 121
microfilo, 368, 604
microfilófitos, 367
Microlepis, **411**, **448**
Micromyces, 34, 35
micrópilo, 373, 459, 549
Microsphaera, 57, **58**
micróspora, 368, 372-373
microsporangio, 372-373
microsporófilo, 376
Microstrobilus, 517, **518**
microtatobiotas, 131, 143
migración, acrasiales, 25-26
 nuclear, 50
mildiu algodonoso, **42**
 pulverulento, 56
Mimulus, 565, 572, 592
Mirabilis, 3
Mischococcus, 260, **263**
Mitella, **565**
mitosis, 2
mitóspora, 209, 211, **217**, **287**, 288, 291
mitosporangio (véase esporangio plurilocular)
Mitula, 65
 phalloides, **66**
Mittlenia, protonema refringente, 338-339
mixameba, 19, 20, 24, 26, 29
mixobacteriales, 23, 29, 127, 141
mixobacterio, 141
mixofíceas (véase algas azules)
mixomicetes, 9, 16-29, 31, 32
mixomiosina, 17
mixótrofo, 268, 271, 275
mixoxantina, **148**
mixoxantofila, **148**
Moerckia blyttii, talo, 315
 flotowiana, talo, 315
 hibernica, localización de los arquegonios, 315
moho acuático, 38
 negro del pan, 44
 rojo del pan, 60
Mohria, **433**
Mollisia, 64
 cinerea, **65**
«momias», 65
Monera, 13
moniliales, 97, 98, 100
Monilinia fructicola, **65**
monoblefaridales, 33
Monoclea, 315, 317
 forsteri, **317**
monocleales, 315, 317-318
monocotiledoneas, 536, 538, 592-593
monofilogenia, 601-602
monoleta, 362
monóspora, 237, **238**, 240, **241**
monosporangio, 237, **238**, **241**
Monostroma, **280**, 281, 287, 298
Monotropa uniflora, 9
moral, 560
Morchella, 66
 angusticeps, **67**
Morus, fruto, 560
Mougeotia, **273**, 290, **292**
movimiento, bacilariofíceas, 186
 bacterios, 125
 carofíceas, 275
 cianofíceas, 157
 clorofíceas, 275
 criptofíceas, 175
 crisofíceas, 178
 dinofíceas, 171
 euglenofíceas, 268, **270**
 feofíceas, 195
 xantofíceas, 260, **263**
mucina, 123
mucocomplejo, 122
mucopéptido, 121, 122
Mucor, 29, 44
 genevensis, 44
 hiemalis, 44
Mucor mucedo, **44**
mucoráceas, 43, 45
mucorales, 43-45
muérdago, 8, 537, 566
muguet, 593
Musa, 559, 579
musgos, 325-347
 ciclo vital, **305**
 escamosos, 311
 estomas, 327
 gametófito, 326
 número de géneros y especies, 303, 308
 reproducción asexual, **306**
 subclases, 328
mutación, 4-6, 50, 123, 597
 a nivel de gen, 4
Mutinus, 92
 caninus, **96**
Mycobacterium leprae, **143**
 tuberculosis, **141**, 143
Myosotis, 572, 592
Myrionema, 200, 201
Myristica, 556, **560**
Myxococcus, 141
 fulvus, **140**
Naba de Suecia, 589
nabo, 589
Naiadita, 318, **348**, 349
nanoplancton, 173, 182, 189, 228, 262
naranja, partenocarpia, 559
narciso, 593
Narcissus, 593
Nathorstiana, 374, 375
Navicula, 183, 186, **187**
Neckera douglasii, hoja, **342**
néctar, 9, 562, 578
Nectria cinnabarina, 97
Nelumbo nucifera, viabilidad de la semilla, 557
Nemalion, 241, **243**, **248**
Neohodgsonia mirabilis, **320**
neoxantina, **149**
Nephrolepis, **448**, **449**
Nereocystis, **208**, **210**, 211, **213**, **217**, **218**, **221**, 226, 227
Nerine, 593
nervio falso, 442
 multiestratificado, 314
Neurocoma, 332
Neurospora, 59, 60
 crassa, 59
 sitophila, 59, 60
Nicotiana, 559, 573, 591
Nidula, 93
Nidularia, 93
nidulariales, 93
«nieves rojas», 296
ninfáceas, androceo primitivo, 542
 placentación, 546
nispero, 586-587
Nitella, 292, **295**, 299
Nitrobacter, 134
Nitrosomonas, 134
nivel de ploidía, barrera genética, 5
Nocardia, **142**, 143
nombre, binomios dobles, 97
 de órganos, 498
nomenclatura binomial, 13
 Código Internacional, 13
 origen, 13
nomeolvides, 572, 592
nori, 256
Nostoc, 161, **162**, **163**, 165, 166, **167**
 endofítico en *Anthoceros*, **324**
 Geosiphon, 109
 líquenes, 105
 talo de antocerotales, 323
 Blasia pusilla, 314
Nothofagus, 588
Nothotaxus, **520**
nucela, 459, 549, **551**
núcleo compatible, 49
 eucariótico, 144
 moniliforme, 170, 176
 procariótico, 144
nucleolo, 124
núcula, 293, **296**
nudo, carofíceas, 292, **295**, **296**
nuez moscada, **560**
nutrición autótrofa, 7
 auxótrofa, 8
 bacilariofíceas, 186, 189, 190
 cianofíceas, 167
 clorofíceas y carofíceas, 273-274, 297, 298
 cloromonadofíceas, 264
 criptofíceas, 175
 crisofíceas, 178, 182, 186
 dinofíceas, 171, 174
 euglenofíceas, 267, 268, 270
 fagótrofa, 9
 feofíceas, 195, 225
 heterótrofa, 7
 mixótrofa, 8
 micorrícica, 9
 parásita, 7
 rodofíceas, 232
 saprófitos, 7, 9
 simbiosis, 9
 xantofíceas, 260
Nyssopsora, **79**
Name, semillas, 562
Océano y dispersión de las plantas, 565
Octoblepharum albidum, **346**, **347**
Ochromonas, 178, **179**, 181, **182**
Odonthalia, **241**
Odontia, 86
Oedipodium griffithianum, 338, 342
 protonema lobulado, 334
Oedogonium, **273**, 275, **294**
Oenothera, ontogénesis del gametófito, 552
oofloglosales, 425-428
 filogenia y series estructurales, 427-428
 reproducción, 426-427
Olea, fruto, **560**
Oligocarpia, pinna fértil, esporangio y esporas, 435
olmo, **560**
Olpidium, 34
 endogenum, 34
onagráceas, **76**, **554**
ontogénesis, 2
oogamia, 33, 147
 clorófitos, 283, **286**, 291, 292, **294**, **296**
 crisófitos, **188**
 feofíceas, **208**, 211, 212, 217
 rodofíceas, 230, **238**, **248**, **249**, **252**, **254**
 xantófitos, 261, 262, **263**
oogonio, 39, 40, **205**, **208**, **263**, 291, 292, **294-296**
 incipiente, 40
 (véase también carpogonio)
oomicetes, 46
oomicétidas, 33
oosfera, 39, 40
oóspora, 39, 40
 germinación, 40
opérculo, 36, 53, **304**, 325
Ophiocytium, 260, **261**
Ophioglossum, **424**, 425
 arquegonio, **427**
 espermatozoide, **427**
 esporangio, **426**
 protalo, **427**
 sección transversal del tallo, **426**
orcaneta, 592
Orchis militaris, **585**
orden morfológico, 97
Ordovícico, 258, 298
orégano, 592
órgano formador de polen, pteridospermas, 459
orgánulo, 119
Origanum, 592
ornitofilia, 570, 578
orquidáceas, 556, 559, 573, 593
orquidales, 593

orquídea, 584
 de Madagascar, polinización, 573
Orthothecium rufescens, hoja, 342
Orthotrichum ohioense, estomas, 345
Oryza, 593
Oscillatoria, 137, 138, 157, 162, 163, 164, 165, 166
Osmunda, 431-432
 esporangio y esporas, 432
 sección transversal del tallo, 432
 osmundáceas, 428, 431-433
 filogenia, 432-433
 géneros actuales, 431
 ostiolo, 54, 57, 59, 62, 92, 249, 252, 253
Ostreobium, 261
Ostrya virginiana, fruto, 563
 ovario compuesto, 548
 evolución (hipótesis), 547, 548
 simple, 547
 tricarpelado, 548
 trilocular, 548
 unilocular, 548
 óvulo, 373
 anátropo, 549, 551
 anfitropo, 551
 campilótropo, 551
 cicadófitos, 476-477
 desarrollo, 550
 estructura y desarrollo, 546-547, 549
 evolución, 462-464
 ortótropo, 549
 desarrollo, 551
 pteridospermas, 462-463
 oxalato de calcio, 472, 486
Oxalis, dispersión de las semillas, 568
 oxígeno, 130, 134

paráfisis, 54, 59, 64
 paralelismo evolutivo, 599
 paramilo, 149, 267, 268, 269
 parasitismo, 9
 recíproco, 9
 parásito heterotrófico, 120
 obligado, 40, 46, 56-57, 73
 pared celular, algas, 148-149
 bacterios, 121
 paricno, 371, 372
Parmelia perlata, 105
 saxatilis, 110
 partenocarpia, 559
 partenogénesis, 555
 pascuero, brácteas florales, 538
Pastinaca, 590
 patata, 41, 560, 591
Paulinella chromatophora, 166
Paxillus, 89
 peciolo xeromorfo, 472
 pectina, algas, 148-149, 155, 194, 231, 260, 273
Pectis papposa, germinación de las semillas, 558
 pedaliáceas, dispersión de las semillas, 566
Pediastrum, 281, 283
 pedúnculo, 134, 141, 391
Pelargonium, flor «doble», 541
 película (véase periplasto)
 pelota de esporas, 78, 80
 peltaspermeas, 465
Peltigera aphthosa, cefalodio, 110, 112
Pellia, 315
 neesiana, 316
Pellicularia, 86
 penicilina, 122
Penicillium, 56
Peniophora, 84, 85
 pennales (véase diatomeas pennadas)
 Pensilvaniense, 356, 600
Penstemon, 592
 peonia, fruto, 560
Peperomia, ontogénesis ginogametofítica, 552
 pepinillo del diablo, dispersión de las semillas, 568
 pera, 560, 586
Peranema, 267, 270
Percursaria, 280, 281, 287
 perianto, 311, 312, 540
 pericarpo, 241, 249, 252, 253, 559
 periciclo, 359, 384, 385
 Equisetum, 403
 peridermis, 75, 356, 370
 peridinina, 148
Peridinium, 170, 172
 peridio, 18, 19, 21, 23, 77, 92, 93
 peridiolo, 93

perífisis, 54
 periginio, 310, 312, 313
 perigonio, 311, 312
 periodicidad estacional, 189
 período de estratificación de verano, 189
 periplasmodio, 456
 periplasto, 170, 174, 178, 260, 263, 266, 269
 periquecio, 305
 perisporio, *Equisetum*, 406
 peristoma, 325, 327, 339, 346
 dientes, 325, 335, 336
 peritecio, 53, 54, 59, 62
 líquenes, 112, 115
 Pérmico, 299, 373, 417, 483, 522, 534, 600
 peronosporáceas, 40
 peronosporales, 40-41
 personales, 591-592
Pestalotia, 97, 99
 pétalo, color, 3, 541
 naturaleza, 540-541
Petalophyllum ralfsii, 314, 316
Petunia, 591
Peziza, 66
 pezizales, 65-66
Phacus, 266
Phaeoplax, 175
Phaeostrophium, 206
Phaeothamnion, 179, 181
Phallus, 92
 impudicus, 96
Phanerosorus, 437, 438, 439
Phleboteris, 438
Phlogiotis, 72
 helvelloides, 73
Phoenix, fruto, 560
Phoma, 97, 98
Phomopsis, 97, 98
Phragmidium, 79
Phycomyces, 44
Phyllactinia, 57, 58
Phyllanthus, flor, 575
Phyllocladus, 517, 518
Phylloglossum, 384, 390
Physarum, 23
 bivalva, 19
 leucopus, 24
 polycephalum, 18, 20, 21
Physcomitrium, aposporia, 328
Phytophthora infestans, 41, 42
Picea, 499, 501, 506, 514
 picnidio, 51, 97
 líquenes, 112, 115
 pie, 304, 365, 378, 390
 pieza floral, transición, 541
 pigmento, 12, 120, 126, 134
 algas, 148-149
 carotenoide, 134
 pileo, 54, 65, 66, 85, 89, 92

Pilgerodendron, 514
Pilobolus, 45
 piloboláceas, 45
Pilophoron, 107, 111
Pilularia, 452, 453, 454
 pimienta, 591
Pimpinella, 590
 pináceas, 76, 499, 513-517, 522
 pinna, 410
 pinnula, 410
Pinnularia, 183, 186
 pino kauri, 519
Pinus, 498, 499, 513, 514, 519
 androesporófilo, 506
 androgametófito, 508
 androtróbilo, 506
 axilas de hojas escuamiformes, 501, 513
 floema y corteza del cámbium, 505
 ginosporófilo, 510
 grano de polen, 507
 sección transversal de la hoja, 502
 del tallo, 503
 xilema secundario, 504
 piña de América, 560
 pirenoide, 178, 186, 195, 231, 233, 234, 260, 264, 268, 269, 273, 274, 275
 pirenomicetes, 55, 56-57, 59-60, 62
 pirola, 589
 pirrófitos, 169-175
Pisonia, dispersión de las semillas, 566
Pistia como planta de sudd, 565
Pisum, 538, 539, 559, 587
 pixidio, 561
 placa (véase lámina)
 placenta, 509, 546
 placentación axial, 546, 548
 basal, 546, 548
 central libre, 546, 548
 definición, 544, 546
 laminar, 544, 546
 parietal, 546, 548
 submarginal, 546
Plagiochila asplenoides, 312
 tridenticulata, 307
 virginica, propágulos, 307
 yokogurensis fragilifolia, 307
 plancton, 165, 173, 182, 189, 190, 191, 225, 262, 270, 296, 297, 298
 planogameto, 33, 37
 planóspora, 32, 34
 (véase también zoóspora)
 planozigoto, 34
 biflagelado, 37
Plantago, dispersión de las semillas, 566

Plantago major, pixidio, 561
 plantas acuáticas, 7
 arquegoniadas, 302
 autotróficas, 7, 120, 131, 145, 171, 174, 178, 185, 195, 232, 260, 268, 274, 275
 auxotróficas, 171, 174, 182, 268, 275
 con flores, 2, 4, 5, 7, 586
 patógenas, 41
 perennes, 7
 vasculares, 8, 9, 14, 34, 40, 78, 354-356
 anatomía, 356
 características, 356
 distribución geográfica, 356
 documento fósil, 355
 evolución, 355, 360, 367, 600
 fósiles, 6
 importancia económica, 356
 morfología y distribución, 356
 nutrición, 9
 origen y extensión en el tiempo, 354-355
 registro fósil, 6
 plasma sanguíneo, 123
 plasmodismo, 163, 239, 253
 en el ginogametófito de las cicadales, 480
 plasmodio, 17, 31, 37
 reticular, 27
 plasmodiocarpo, 18, 19, 23
 plasmogamia, 48, 49, 51, 53, 56, 68, 69
Plasmopara viticola, 41, 42
 plastidio, 119, 134, 143
 plátano, 560
Platanus, fruto, 560
Plectocolea hyalina, 312
 plectomicetes, 55-56, 59
 plectostela, 384
Pleodorina, 277, 279
Pleospora, 62, 63
Pleurocapsa, 160
Pleurococcus, 281, 282, 297
Pleuromeia, 373, 374
 pleuromeiales, 367, 373-374
Pleurotus, 89
 ostreatus, 93
 ploide, 5
Plumbagella, ontogénesis ginogametofítica, 552
Plumbago, 552, 566
 pneumatociste, 209, 214, 215, 221, 222
Poa, apomixis, 555
 población heterogénea, 4
 homogénea, 4
 podocia, 107, 111
 podocarpáceas, 517-518

Podocarpus, 499, 501, 511, 517, 518
 androtróbilo, 506
 grano de polen, 506
 hojas y semillas, 516
 semilla y epimacio, 509
Podosphaera leucotricha, 56
 «podredumbre seca de las frutas de hueso», 65
Pogonatum, gametófitos, 335
Pohlia campiothrachela, propágulos, 306
 polen, 9
 poliembrionía, cicadales, 481
 coníferas, 513
 por escisión, 513, 527
 simple, 512, 513
 polifilogenia, 601-602
 polímero, 122
 polinio, 577, 582, 585
 polinización, 552, 570
 poliploide, fertilidad, 5
 poliploidía, aloploidía, 5
 alotetraploide, 5
 aneuploide, 5-6
 autopoliploide, 5
 diploide, 5
 pentaploide, 5
 tetraploide, 5
 triploide, 5
 polipodiáceas, 76, 440-442
 filogenia, 441
 relación con las dennstaedtiáceas, 448
 poliporales, 85-87, 90
 polisacárido, 122
 (véase también almidón, almidón de cianófitos, almidón de florídeas, crisolaminarina, laminarina)
 políspora, 240
 polistela, 380, 381
 politríquidas, 327, 328, 334-337
 esporófito, 337
 gametófito, 334-335, 337
 interrelaciones, 337
 lámina, 335
 polución, 165, 173, 191, 270, 298
Polykrikos, 171, 172
Polygonatum, 593
Polyneura, 245
Polypodium, 411, 440, 441
Polyporus, 87, 90
Polysiphonia, 248, 250, 251, 252, 254
Polytrichum commune, 336
 formosum, órganos sexuales, 304
 gametófito, 326
 hojas, 326
 importancia económica, 327

- pomo, 560
pomoides, 548, 560
Populus, 76, 556, 588
Porella, esporas, 314
Poria, 87, 90
poro de descarga, *Chytridium*, 36
membrana celular, 185
Porphyra, 236, 238, 239, 255, 256, 257
Porphyridium, 235, 255
portulacáceas, placentación, 546
Postelsia, 225
Potamogeton, 7
 gramineus, 8
Potentilla, fruto, 560
pottiales, 326
Prasiola, 283
Precámbrico, 167, 354, 599, 600, 601
preespora, 127
prehelechos, 409, 415-419
Preissia, esporas, 319
Prepinus, 498
primordio anteridial, 377, 382, 475
 del tallo, 365
Primula, 590
 floribunda, 5
 kewensis, 5
 verticellata, 5
primuláceas, 590
placentación, 546
primulales, 590
probasidio, 72
Probovidea, dispersión de las semillas, 566, 567
procesos elementales en la teoría del teloma, 603-604
productos de reserva, algas, 148-149
progametangio, 44, 45
progimnospermas, 463, 489
 Archaeopteris, 493, 494
Pronuba, mariposa nocturna en la polinización, 582
propágulo, 203, 306, 307, 334
 pedunculado, 306, 334
prosénquima, euascomicétidas, 54, 55, 64
prosuspensor, 512
protalo, 362
proteína, 120, 122, 123
Proterozoico, 228
Protista, 13
protoangiospermas, 537
Protohyena, 395, 396
Protolpidodendron, 368, 369
protonema, 295, 296
protoplasto, 121, 123-124
protopteridiales, 415-416
Protopteridium, 415
 Protopteris, 446
 Protosphenium, comparado con *Sphenium*, 331-332
 nervatum, 348
protostela, 359, 363
 helechos, 410, 417, 425, 428
 medulada, 361, 403
protoxilema, 361, 363, 371
protozoo, 43, 46, 123
Prunus, 64, 76, 555, 560, 566, 586
Psaronius, 421, 423, 424
Pseudobornia, 396, 398
pseudoborniales, 396
pseudocapilicio, 20
pseudocifela, 110, 113
pseudocilio, 277
Pseudoctenis, estomas 471
pseudoecléter, 325
Pseudolarix, 513
Pseudomicrosporilla, 260, 261
pseudomonadales, 134
Pseudopeziza medicaginis, 64
pseudoplasmodio, 24, 25, 26, 27, 29
pseudopodio, 264, 327
pseudorrafe, 185, 186
pseudosacomicetáceas, 98
pseudosporo, 507, 515
Pseudosporochneus, 416
 haces vasculares, 418
 reconstrucción, 418
Pseudotsuga, 89, 498, 502, 505, 508, 514
psilófitos, 358-365
 estructura, 358
 interrelaciones, 363
 teoría del teloma, 365
Psilophyton, 359
Psilorum, 356, 360, 362-364
 distribución y ecología, 365
 embrión, 365
 órganos esporógenos, 361-362
 protalo, 362
 relaciones, 365
Ptelca, 560
Pteridium, 411, 448
 aquilinum, 13
 pinnulas y esporangios, 449
 sección transversal del tallo, 412
pteridospermas, 458-466
 esporas, 552
 relación con los cicadófitos, 471
 helechos, 559
pteridospermófitos, 458-466
 origen de los antófitos, 537
 pteridospermas del Mesozoico, 465-466
 Paleozoico, 3, 459-461
pteridospermófitos, pteridospermas del Paleozoico, filogenia, 461
semillas, 464-465
Pterigoneurum, laminillas de las hojas, 341, 342
Pteris, esporas, 450
pterófitos, 409-456
 morfología y anatomía, 409-412
 reproducción, 412-415
Pterophyllum, estomas, 471
Pteruchus, 464
Pterygophora, 211, 219
Puccinia, desarrollo de los basidios, 78
 graminis, 73, 75, 76, 77
 malvacearum, 75
Pucciniastrum epilobii, 76
Pulmonaria, 592
pulmonaria, 592
punto, 183, 185
Pylaiella, 196, 200, 201
Pyraecantha, 587
Pyronema omphalodes, 65
Pyrus, 76, 560, 586

Quercus, 557, 560
 suber, 588
queso, 133
quilla, 183, 185
quiropterofilia, 570, 579
quiste, bacterios, 126-127, 131, 133
 hongos, 34, 36, 38
 mixomicetes, 20
quitridiales, 34-36, 38
quitridiomícetes, 46
quitridiomícetidas, 34
quitina, algas, 149, 273
 hongos, 32, 34, 36, 38, 41, 50, 69
 líquenes, 116
 mixomicetes, 19

Rabanillo corredor, 562
radiolarios, 172, 175
radio medular, 370, 504
Radulum, 86
rafe, 183, 185, 186
Rafflesia, tamaño de la flor, 540
raíz, 146, 209, 224
 diarca, 387
 monarca, 387
 nódulos, 132, 133
 pelos, 133
 triarca, 387
Ralfsia, 201
rama carpogonial, 231, 251, 253, 254
rama larga, 484, 485
ramificación falsa, 137, 162, 163
 pinnada, jungermanniales, 311
 póstica, 311
 pseudomonopódica, 380, 384
 simpódica, 384
ranales, 589
 androsporófilo, 544
 flor primitiva, 538
 grano de polen, 552
ranunculáceas, 76, 589
 androceo primitivo, 542
ranúnculo acuático, 7, 8
Ranunculus, 76, 560, 589
 aquaticus, 7, 8
raquis, 410
rastros foliar, 359, 371, 375
 cicadales, 472
 Equisetum, 404
 Ginkgo, 485
ratón, 165
reacción fotoquímica, 134
 serológica, 130
readales, 589
Reboulia hemisphaerica, 321
receptáculo, 92, 211, 224
recombinación, 504
reducción, conos de las cicadales, 476
 división, 44
 (véase también meiosis)
 estróbilos de las coníferas, 493
 evolutiva, 365
 himenofiláceas, 444
 isoetales, 378
 Lepidostrobus, 372
 ofiolosales, 427
 pleuromeia, 374
 pleuromeiales e isoetales, 375
 telomas, 604
región alar, 341
Reinellidium, 452, 453
relación filogenética, 596, 601, 602
 comparación con la serie fenética, 597, 598, 602
reproducción asexual, briófitos, 306, 307
 hepáticas, 307
 hongos, 40, 43, 45, 48-49, 50-51, 69, 80
 musgos, 306
 sexual, 2, 3, 5, 6, 36, 40, 45, 51-52, 129-130
reserva de agua, 60
resinero, 519
respiración, 123, 130
retama, 572, 573
Rhabdoporella, 297, 298
Rhacomitrium canescens, peristoma, 346
 lanuginosum, esporangio, 344
Rhizobium leguminosarum, 120, 121, 132, 133
Rhizochloris, 260, 261
Rhizophora, 556
Rhizopus stolonifer, 44, 45
Rhododendron, 589
Rhodoglossum, 243
Rhodomicrobium, 141
 vaniellii, 139
Rhodospirillum rubrum, 135
Rhodymenia, 256
Rhynia, 359, 360
 concepto de teloma, 603
Ribes, 77, 565
Riccardia, 314
 comparada con las hepáticas fósiles, 347
 localización del arqueogonio, 315
 multifida, 316
 palmata, propágulo, 307
Riccia, 322
 beyrichiana, 321
Ricciocarpus, 167
 natans, 320
Rickertia, 264
rickettsiales, 131, 143
Riella, 318
 americana, 319
 comparada con *Naiadita*, 349
riníaceas, 603
ritidoma, 504
Rivularia, 162, 163, 166
rizado de las hojas del melocotonero, 49
rizina, 107
rizoforáceas, adaptación litoral, 565
rizóforo, 380, 381
rizoide, 209, 233, 235, 236, 237, 281, 282, 288, 289, 296, 356
 briófitos, 303
 hongos, 32, 36, 37, 44
rizoma, 356, 428
rizoplasto, 32
Robinia, 538
 pseudouacacia, estipula, 540
roble, 560, 588
«rocío de miel», 62
rodoficeas, 230
rodófitos, 230-258
Rogersia, 590
romero, 592
Rosa, 541, 549, 573, 586
rosa, 573, 586
rosáceas, 76, 543, 549, 556, 586-587
rosales, 586-587
Rosemarinus, 592
rostelo, en las orquídeas, 584
roya, 73, 77, 78, 96
 alternancia de hospedantes, 76
roya, autoica, 73
 de las ampollas del pino, 75
 del trigo, 75
 heteroecia, 76
Rubus, 549, 555, 560, 566, 586
ruibarbo de prado, polinización, 570
Rumex, dispersión de las semillas, 562
rumiantes, 133
Russula, 89

Sacaromicetáceas, 48
saccus (o polen vesiculoso), 493, 504, 507
Saccharomyces cerevisiae, 48
 ellipsoideus, 48
Saccharomycodes ludwigii, 48
saco embrional, 551
Sagina, 565
salicáceas, 76, 554, 565, 588
salicales, 588
salicaria, dispersión de las semillas, 565
Salix, 557, 588
 scouleriana, estipulas, 540
 sitchensis, grano de polen, 554
salmonelosis, 134
Salmonella typhi, 133
salmuera, 133
Salpiglossis, 591
salsifí, 591
Salsola kali, dispersión de las semillas, 562
Salvia, 573, 592
 pratensis, flor, 574
salvia, 573, 592
Salvinia, 455
salviniales, morfología, 456
 filogenia, 456-457
sámara, 560, 563
Sanmiguelia como posible antófito, 537
saprobio, 7, 31, 34, 145, 171, 175, 186
saprófito, 7
Saprolegnia, 38, 39, 46, 47
saprolegniáceas, 40
saprolegniales, 38-39
Sarcothamnus, 572, 573
 scoparius, flor, 574
Sargassum, 209, 215, 218, 222, 223
Sarracenia, trampas para insectos, 538
Satureja, 592
sauce, 565
Saxegothea, 517, 518
Saxifraga, 590
saxifragáceas, 590
saxifragales, 590

- Scapania*, variación en la morfología, 308
- Sciadopitys*, 516, 517
- grano de polen, 507
- hojas y conos, 516
- sección transversal de la hoja, 502
- Sciaromium fryei*, hoja, 342
- Scirpus*, 76
- Sclerotinia*, 65
- Scouleria aquatica*, esporangios, 344
- Scytonema*, 162, 163
- Scytosiphon*, 196, 202, 204, 206
- Schistostega pennata*, 340
- protonema refringente, 338
- Schizaea*, 410, 433, 435
- Schizanthus*, 591
- Schizonema* (véase *Navicula*)
- Schizosaccharomyces octosporus*, 48, 49
- Schizothrix*, 161, 162
- Sebacina*, 72
- Secale*, 593
- segregación, 3
- selaginélales, 367
- evolución, 378-379
- Selaginella*, 368, 378, 379
- aspecto, 380, 381
- distribución, 380
- embrión, 383
- estróbilos, esporófitos y esporas, 383
- filogenia, 383-384
- gametófito femenino, 385
- masculino, 384
- hojas, 380, 381
- raíces, 380, 382
- reproducción, 382-383
- rizóforos, 381
- sección transversal del tallo, 381, 382
- tallo, 380
- Selaginellites*, 378, 379, 383
- selección natural, 2, 4, 6, 7, 597
- Selenomonas*, 134
- sello de Salomón, 593
- semilla, 458, 556-559
- adaptación al medio ambiente, 556, 558
- alada, 562
- albuminosa, 556
- dispersión mecánica, 569
- por el viento, 562, 565
- evolución, 464-465
- exalbuminosa, 556
- longevidad, 557
- origen, 378
- viabilidad, 557
- Senecio*, 591
- septo, 32, 38, 50, 52, 69, 73, 81
- septo falso, 32
- septobasidiáceas, 70
- Septoria*, 97, 98
- sequía fisiológica, 515
- Sequoia*, 498, 499, 507, 516, 517
- Sequoiadendron*, 356, 499, 502, 517
- serbal, 560
- seta, 80, 305, 306
- venenosa, 66, 89
- «sha-mu», 516
- sícono, 561, 583
- sífilis, 141
- sifonales, 273, 274, 281, 299
- sifoneína, 149
- sifonocladales, 273, 275, 281, 297, 299
- sifonostela, 380
- ectofloica, 403, 411, 412, 428, 434
- helechos, 410, 434
- sifonoxantina, 149
- Sigillaria*, 373
- Silene*, 590
- silíce, algas, 148, 185, 260, 262
- silicificación, 181, 188
- silicoflagelado, 178, 179, 182
- silícula, 560
- silícula, 561
- Silúrico, 298, 355, 599, 600
- simbiosis, 9
- sinandrio, 528, 531
- sinangio, 412, 420, 422
- sincarpia, 546
- sindiploidía, 555
- sinérgida en el ginogametófito, 551
- singamia, 2, 129
- algas, 147, 150
- hongos, 34-35, 49
- importancia biológica, 34
- singénesis, 603, 604
- Siphonocladus*, 297, 298
- sirenina, 37
- sistema fenético, 11-12, 597-598
- vascular, 146
- Sisymbrium*, dispersión de las semillas, 562
- sitosterol, 149
- (véase también *esterol*)
- Sium*, 76
- Smilax*, estípulas, 538
- laurifolia*, estípulas, 539
- soja, 588
- solanáceas, 6, 591
- solanales, 591
- Solanum*, 560, 591
- Solenia*, 85, 87
- solenostela, 412, 428
- Solenostoma crenuliformis*, cuerpos oleaginosos, 313
- Solenostoma sphaerocarpa*, cuerpos oleaginosos, 313
- Solorina crocea*, cefalodio, 110
- saccata*, 106
- somatogamia, 52, 68, 69, 75
- Sorbus*, 555, 560
- Sordaria fimicola*, 55, 59
- soredio, 111
- función, 111
- soro, 26, 70, 80, 412, 449, 451
- soróforo, 26
- Sparassis*, 86
- radicatus*, 87
- Spartina alterniflora*, 5
- maritima*, 5
- townsendii*, 5
- Spathodea*, semilla, 564
- Sphacelaria*, 196, 202, 203, 209, 217
- Sphaerocarpos*, 319
- estudios genéticos, 318
- Sphaerophorus globosus*, apotecio, 106
- Sphaerotheca*, 57
- Sphacrotillus*, 137
- natans*, 138
- Sphagnum*, 341
- absorción de líquidos, 303, 329
- caiptra, 329
- cápsula, 329, 330
- dispersión de las esporas, 331
- esporas, 331
- esporófitos, 329, 331, 332
- estomas, 327
- gametófito, 326, 328-329
- importancia ecológica, 331
- económica, 332
- interrelaciones, 331-332
- magellanicum*, 330
- papillosum*, 330
- protonema protálico, 330
- registro fósil, 349
- rizoides, 326
- squarrosom*, 330
- tenellum*, 330
- turberas, 182
- formación, 331
- Sphenobolus minutus*, propágulos, 307
- Sphenophyllum*, 398
- filogenia, 399
- reconstrucción, 399
- sección de los conos, 400
- transversal de la raíz, 400
- del tallo, 400
- Spiraea*, 587
- Spirillum beijerinckii*, 137
- serpens*, 137
- Spirogyra*, 34, 273, 290, 292
- Spirulina*, 157, 162, 163
- Splachnum luteum*, esporangio, 344
- Sporobolomyces roseus*, 98, 99
- Sporocytophaga*, 141
- Stangeria*, 472
- Stapelia*, polinización, 577, 578
- Staphylococcus*, 126, 134
- Staurostrum*, 290, 292
- Steccherinum ochraceum*, 86
- Stemonitis*, 18, 23, 24
- Stemphyllum*, 62, 63
- Stcreum*, 84, 86
- Sticta*, 110
- sylvatica*, 113
- Sticherus*, 437
- Stigeoclonium*, 276, 280, 281, 282, 283, 603
- Stigonema*, 161, 162, 166
- líquenes, 105
- Strelitzia reginae*, polinización, 578
- Streptococcus*, 126, 134
- Streptomyces*, 142, 143
- Stylikes*, 374, 375, 378, 379
- Stylodinium*, 171, 172
- sudd, 565
- suero sanguíneo, 123
- sulco, 170, 171, 461, 477
- suspensor, 38, 3
- primario, 512, 531
- secundario, 512, 531
- sutura, espora, 362
- Svalbardia*, 415, 416
- Symphytum*, 592
- Synchitrium*, 34, 35
- Synechococcus*, 160, 166
- Synura*, 179, 181
- Syringoderma*, 204
- Tabaco, 559, 573, 591
- tabique transversal, 43, 127, 141
- tafrinales, 49
- Taiwania*, 517
- Takakia*, células mucilaginosas, 309
- gametófito, 310, 311
- naturaleza primitiva, 310
- takakiáceas, 309
- Talaromyces*, 56
- vermiculatus*, 56, 57
- talo cenocítico, 260, 281, 289
- crustáceo, líquenes, 105, 106
- escuamuloso, líquenes, 108
- gelatinoso, líquenes, 109
- holocárpico, 32, 34
- homómero, 105
- sorediado, líquenes, 105, 106
- tallo, 146, 209, 225
- monopodial, 359, 367
- tanino, 486
- de feófitos, 195
- tanques de oxidación, 298
- tapete, 377
- Taphrina deformans*, 49
- Taraxacum*, apomixis, 555
- grano de polen, 554
- taraxantina, 149
- Targionia hypophylla*, 320
- taxáceas, 520
- distribución del género, 494, 522
- registro fósil, 520, 522
- taxales, 522
- taxodiáceas, 499, 515-517
- distribución del género, 493, 515, 517
- registro fósil, 517, 522
- Taxodium*, 498, 501, 515, 517
- taxonomía, 13
- Taxus*, 502, 509, 510, 520, 521
- Tayloria splachnoides*, peristoma, 346
- Tecoma*, semillas, 562
- tecoma, semillas, 562
- tejido, 12, 54
- de transfusión, 371, 372, 502
- primario, 356
- secundario, 356, 370
- Botrychium*, 426
- teleforáceas, 85
- telio, 75, 76
- teliospora, 78, 79, 80
- germinación, 75, 78, 80
- telofase, 3
- teloma, 463, 603-604
- temperatura, 43, 130
- teoría apendicular, 546
- axial, origen del ovario infero, 547
- de la correlación, 599
- tepalo, 540
- Terciario, 298, 434, 498, 515, 518, 520, 533, 600
- termitero, 80
- Termitomyces*, 80
- testa, 556
- tétanos, 132
- Tetraclinis*, 515
- tetráfidas, 328, 333-334, 335
- esporófito, 334
- gametófito, 333-334
- peristoma, dientes, 327, 334
- formación, 334
- Tetragonidium*, 175
- Tetraphis*, 328, 333
- brote propagulífero, 334
- geniculata*, seta, 334
- peulcida*, 334, 335
- propágulos, 334
- tetraplóide, 5
- Tetraspora*, 277, 279
- tetráspora, 231, 247, 248, 250, 253, 254, 255
- tetrasporangio, 231, 241, 248, 250, 252, 253, 254, 255
- tetrasporófito, 231, 240, 241, 248, 250, 252, 253, 254
- Tetrodontium*, 333
- Thalictrum*, polinización, 570
- Thelephora*, 86
- Thelia hirtella*, hoja, 342
- Therioila*, células de las hojas, 338
- Thiothrix*, 137, 167
- Thuidium delicatulum*, parafile, 343
- Thuja*, 13, 514, 515
- Thujopsis*, 514
- Thymus*, 592
- tiempo geológico, 6-7, 354, 599
- escala, 600
- tierra de diatomeas, 191
- edad, 6
- tifus, 143
- tiletiáceas, 78-80
- Tilia*, fruto, 560, 563
- tilo, 560
- tilosoide, 503
- Tilletia*, 78, 79, 80
- Timmia bavarica*, peristoma, 346
- tiroidáceas, 134
- tipo parenquimático, bangiofidias, 233, 235-238
- clorófitos, 275, 276, 280, 281, 282
- feofíceas, 199, 200, 202-204, 206, 207, 209
- pseudoparenquimático, clorofíceas, 285
- euscomicétidas, 54, 55, 56, 59, 62, 64
- floridoficidas, 240, 243-246
- tizón, 78, 80
- Timesipteris*, 356, 360, 362, 363, 364
- Todea*, 431
- Tolypothrix*, 162, 163, 167
- tomate, 560, 561, 591
- tomillo, 592
- tordo, 566
- tornasol de líquenes, 117
- Torreya*, 520, 521
- Tortula fragilifolia*, 306
- muralis*, 340
- papillosa*, propágulos, 306
- princeps*, esporangio, 344
- ruralis*, hoja, 342
- toxicidad, cianofíceas, 165
- dinofíceas, 173-174
- toxina, 132, 165
- trabécula, 377, 380, 382
- Trachelomonas*, 266, 267
- Tragopogon*, 5, 591
- Trailiella*, 241, 249
- trama, 83

- transducción, 130, 132
transferencia nuclear, 51, 52, 59, 80-81
transformación, 129-130, 131
transportador de electrones, 134
Tranzschelia discolor, 76
Trapa como planta de sudd, 565
tráquea, *Equisetum*, 403
 Gnetum, 530
 helechos, 411
 Selaginella, 380
traqueida, 359, 376
 anillada o anular, 359, 368
 escalariforme, 359, 368, 370
 helicada, 361
 radial, 502
travertino, 166
trébol, 588
Trebouxia, líquenes, 105
Trechispora, 86
tremeláceas, 71, 72, 73
tremelales, 70-73
Tremella, 71, 72
 aurantia, 72
Treponema pallidum, 139, 141
treponemataceas, 139
Treubia, 314, 347
Triásico, 228, 258, 298, 373, 396, 438, 465, 520, 600
Tribonema, 260, 261, 262, 263
Triceratium, 186, 187
Trichia, 21
tricoblasto, 251, 252, 253, 254
tricociste, 174
 (véase también eyectosoma)
tricógina, 51, 52, 60, 231, 237, 241, 248, 252, 253
tricomictidas, 43
Trichomanes, 442
 soro e indusio, 443
Trichopitys, 483, 484
Trifolium, 167, 573, 574, 587
trigo, 593
 número de cromosomas, 5
 poliploides, 5
trígono, 308, 313
Trillium, 541
triploide, 5
triquiales, 21
Triticum, 593
trisómico, 6
Tropaeolum, 572, 573
trufa, 66
Tsuga, 510, 512, 514
tuberales, 66
Tubercularia vulgaris, 97
tuberculosis, 143
Tuber giganteum, 68
tuberosidad, antocerotales, 323
Tubifera ferruginosa, 20-21, 22
tubo de descarga, 34, 38
 fertilización, 33, 39, 40
 infección, 34, 38
 penetración, 36
 embrional, 512
 germinal, 71, 143
 polínico, 476, 552, 554
Tulipa, 540, 593
tulipán, 593
tulipero, 538, 586
túnica-carpus, 513
turba, formación, 331
Typha, 85
Typhula, 85, 86
Ulota megalospora, 346, 347
 phyllantha, propágulos, 306
Ulothrix, 273, 279, 280, 281, 287, 603
ulotricales, 279, 287
Ulva, 280, 281, 283, 287, 288, 289, 298
ulvales, 279
 (véase también ulotricales)
umbelales, 590-591
umbelíferas, 560, 565, 590-591
Umbilicaria como alimento de emergencia, 116
 polyphilla, 106
Umkomasia, 464
Uncinula, 58
 necator, 56
uncinulación, 52, 69, 96
uniestratificación, 305
unisexualidad, 4
uranio, isótopos, 594
uredio, 75, 76, 77
uredinales, 70, 73-78, 80
Uredinopsis longimucronata, 76
uredoespora, 75, 77
Urvinea scilla, 593
Urococcus, 171, 172
Urocystis, 80
 cepulae, 81
Uroglena, 179, 181
Uromyces lineolatus, 76
Urospora, 281, 284
Ursinia, fruto, 564
Usnea, 108
 longissima, talo, 108
ustilagináceas, 78, 80
ustilaginales, 78-80
Ustilago, 78, 79, 80
 commelina, 81
 maydis, 80, 81
 tritici, 80
uva, 559, 560, 562
 de oso, 589
 esquina, 77
Vacuola, 185, 195, 196, 268, 269
 contráctil, 178, 268, 273
 desarrollo del capilicio, 19
 gaseoso, 156, 157
 mixomicetes, 19
vaina, 137
valerianáceas, reducción del cáliz, 540
valisneria, polinización, 582
Valonia, 281, 284
Vallisneria, 580, 582
valva, 183, 185
varilla faríngea, 267
Vaucheria, 46, 260, 261, 262, 263
vector, 143
velo, 376, 377
 parcial, 87
 universal, 89
venación, helechos, 410, 411
Venturia inaequalis, 51, 62, 63
veratro blanco, 593
Veratrum album, 593
verbascos, 592
Verbascum, 592
vernación circinada, 429
Veronica, 576, 578, 592
verónica, polinización, 578
Verpa bohemica, 66, 67
Verrucaria maura, ecología, 118
 microspora, 118
viabilidad, endósporas, 127
 esporas de tizonas, 80
vibrio, 120, 131, 134
Vibrio comma, 134
Vicia, 588
 gigantea, fruto, 569
viento, dispersión de las semillas, 562, 565
vientre, 303
vilano, 563, 567
Viola, 538, 542, 544, 572, 573
violaxantina, 149
violeta, 571, 573
virales, 131, 143
virus, 130, 143, 600
Viscum album, dispersión de las semillas, 566
visión valvar, 185
vitamina, 130
 B₂, 186, 271
 D, 48
Vitis, 559, 560, 562
volutina, 123
volva, 89
volvicales, 275, 277, 278, 279, 286, 287
Volvox, 277, 279, 283-286, 297, 299
Porcutannularia, comparada con *Sphagnum*, 331
 plicata, 348
Welwitschia, 356, 527, 528
 embriogénesis, 531
 esclerida, androtróbilo y polen, 529
 ginostrobilo y semillas, 530
welwitschiales, 527-530
Widdringtonia, 514
Williamsonia, 468-470
 órgano polinífero, 471
 seminífero, 471
 reconstrucción, 470
williamsoniáceas, 468
winteráceas, androceo primitivo, 542
 grano de polen, 552
Wolffia, 356
 tamaño, 537
Xanthophycomonas, 260, 261
Xanthoria parietina, ecología, 118
xantofila, algas, 149, 195
 bacilariofíceas, 185
 carofíceas, 274
 cianofíceas, 157
 clorofíceas, 268, 274
 cloromonadofíceas, 264
 criptofíceas, 175
 crisofíceas, 178, 185
 dinofíceas, 170
 euglenofíceas, 268, 274
 rodofíceas, 232
 sifonales, 274
 xantofíceas, 260
Xenasma, 86
xilana, algas, 149, 273
xilariales, 59-60
xilema, 354, 355, 356, 360, 361, 371, 503
 xilema anficribal, 421
 endarco, 399, 403, 405, 460
 mesarca, 361, 391, 443
 radios, 370, 371, 502, 504
Xylaria, 60
Yogur, 133
yuca, polinización, 582
Yucca, polinización, 582
Zamia, 167, 472, 473, 474
 androsporófilo, 476
 esporófilo, 478
 grano de polen, 477
 sección transversal del tallo, 475
 semilla, 478
zanahoria, 590
zarcillo estipular, 539
 leguminosas, 538
zarzamora, 560, 566, 580, 586
zapatilla de la reina, 578
Zea, 593
zeaxantina, 148-149, 175
 (véase también xantofila)
zignematales, 273, 275, 290, 292, 297, 299
zigóforo, 44
zigomicétidas, 41-46, 66
zigóspora, 43, 44, 45
 (véase también zigoto)
zigoto, 146
 clorófitos, 283, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 293, 294, 295, 296
 crisófitos, 188, 190, 191
 dinofíceas, 171
 feofíceas, 212, 213, 217, 218, 220
zigoto, hongos, 34, 38, 49
 rodófitos, 231, 238, 241, 253
 xantófitos, 261
Zinnia, 591
zonación, 221-222
zona cribosa, 359
 de transición, 200, 204
 fótica, 12
 intermareal, 222, 223, 225, 255, 296
 submareal, 218, 221, 222, 223-225, 226
Zoochlorella, 297
zoopagales, 46
Zoopage, 45
zooplankton, 173
zoóspora, algas, 146
 clorófitos, 282, 285, 288
 criptofíceas, 175
 crisófitos, 181
 dinofíceas, 171
 enquistada, 34-35, 38
 euglenófitos, 267, 268
 feofíceas, 195, 196, 208, 209, 218
 flagelos, 32
 hongos, 37, 38, 40
 microscopía electrónica, 32
 movimiento ameboide, 34
 primaria, 38
 secundaria, 38
 uniflagelada, 38
 xantófitos, 260, 263
zoosporangio, 34, 40
zooxanteia, 175
Zygnema, 273, 290, 292
Zygogynum, carpelo, 546
Zygorrhynchus, 44, 45
 moelleri, 46

<http://thedoctorwho1967.blogspot.com.ar/>

<http://el1900.blogspot.com.ar/>

<http://librosrevistasinteresesanexo.blogspot.com.ar/>